

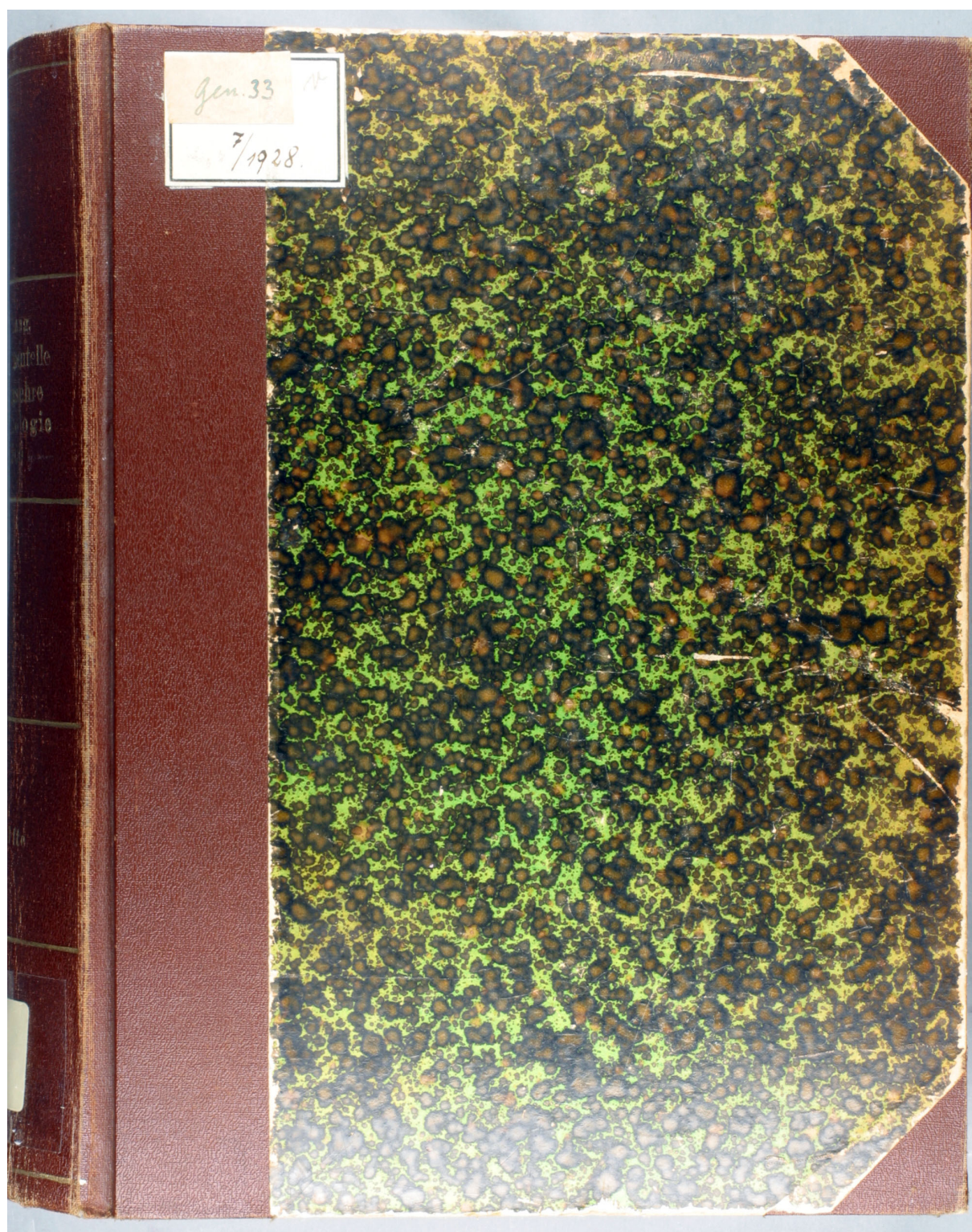
- Digitalisierte Fassung im Format PDF -

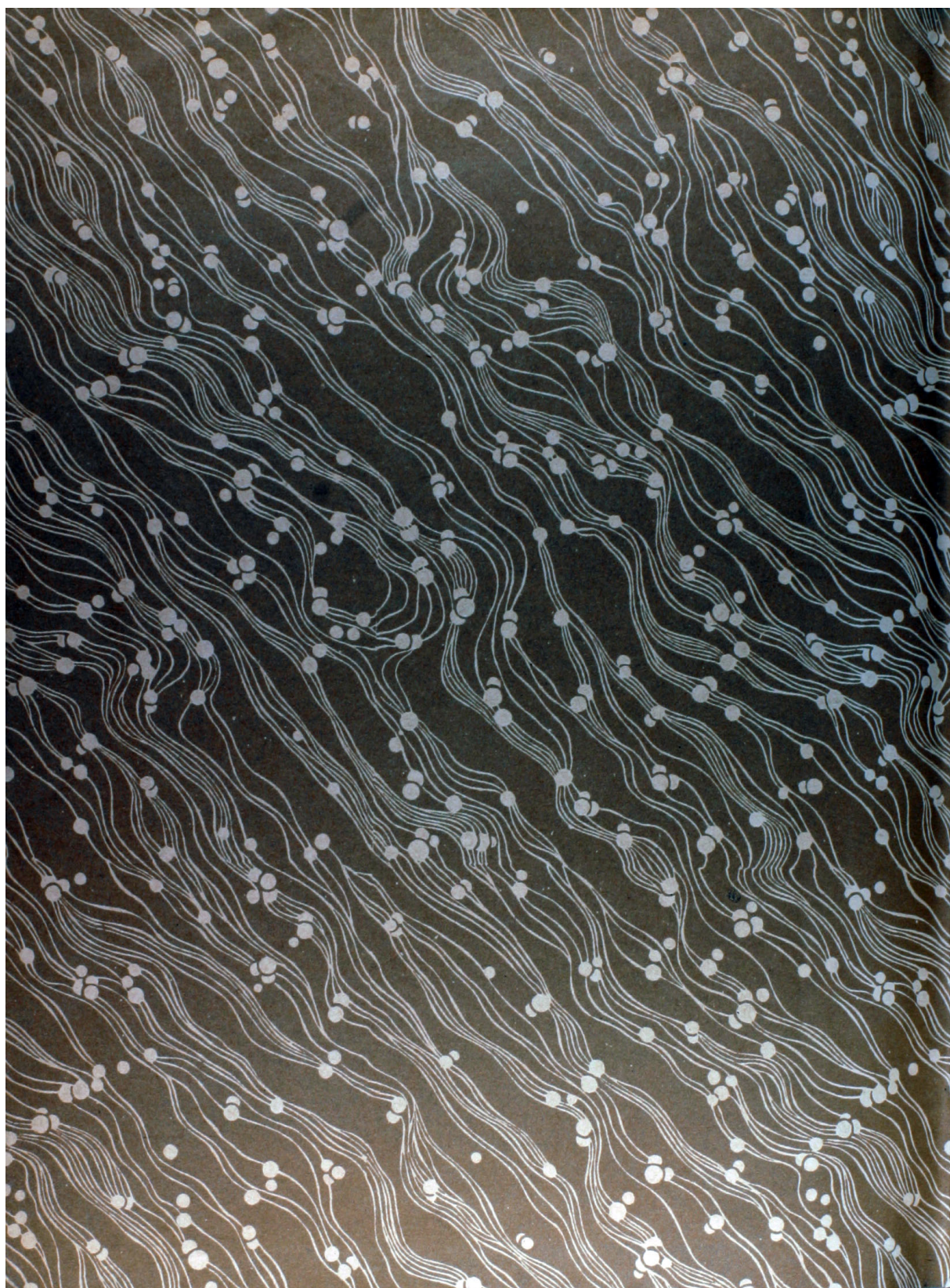
Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900

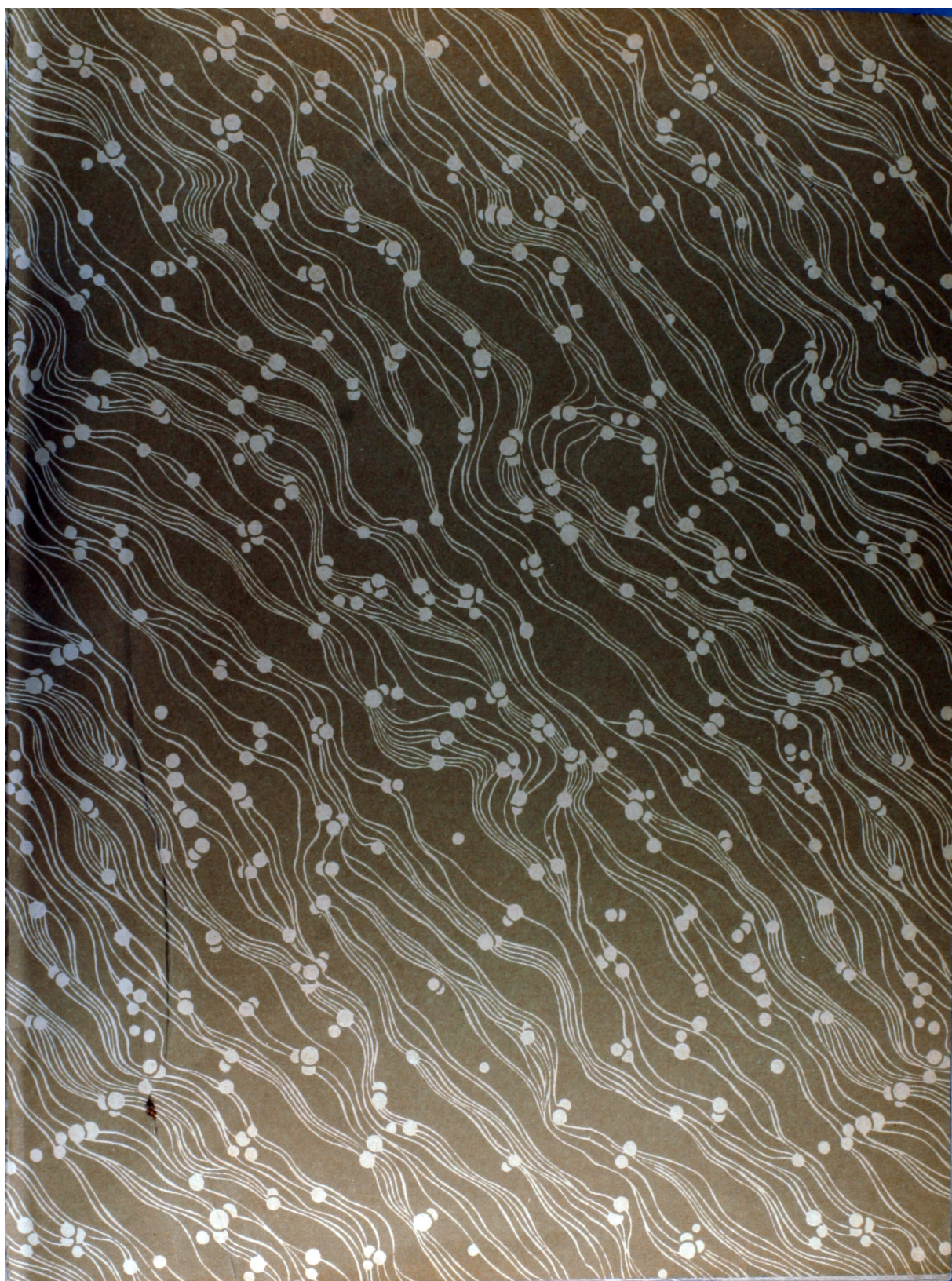
Arnold Lang

Die Digitalisierung dieses Werkes erfolgte im Rahmen des Projektes BioLib (www.BioLib.de).

Die Bilddateien wurden im Rahmen des Projektes Virtuelle Fachbibliothek Biologie (ViFaBio) durch die [Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg \(Frankfurt am Main\)](#) in das Format PDF überführt, archiviert und zugänglich gemacht.







1928/7
Jen. 33

Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900

Ein Sammelwerk und Hilfsbuch bei Untersuchungen

Von

Arnold Lang

Mit einem Abschnitt:

Anfangsgründe der Biometrik der Variation und Korrelation

Erste Hälfte

Mit 244 Abbildungen im Text und 4 Tafeln



Jena
Verlag von Gustav Fischer
1914

Alle Rechte vorbehalten!

Fürstl. priv. Hofbuchdruckerei (F. Mitzlaff) Rudolstadt

Der
Universität Zürich

bei Anlaß der Einweihung der neuen Hauptgebäude

gewidmet



Vorwort.

Das umfangreiche Werk, dessen erste Hälfte ich hiermit der Öffentlichkeit übergebe, verfolgt die Hauptzwecke, über den gegenwärtigen Stand der experimentellen Vererbungslehre speziell auf dem Gebiete der Zoologie vollständig und genau zu orientieren, als Nachschlagebuch die Arbeit der Forscher durch eingehende Berichterstattung über die gesamte einschlägige zoologische Literatur der ersten Dekade der neuen, an die Wiederentdeckung der MENDELSchen Regeln anknüpfenden Epoche zu erleichtern und das erwachte Bestreben nach Anwendung und Durchführung möglichst exakter Methoden durch lehrhafte Darstellungen in jeglicher Weise zu unterstützen. Das Erreichte mag vielfach hinter dem in sechsjähriger Arbeit in hartem, aber freudigem Mühen Erstrebten zurückgeblieben sein. Aber ich hoffe doch, daß sich das Buch als ein brauchbares und oft willkommenes Hilfsmittel nicht nur in den Händen des reinen Wissenschaftlers, sondern vielleicht auch des nach Selbständigkeit und Vorurteilslosigkeit strebenden, den unkontrollierten Überlieferungen nüchtern gegenüberstehenden, praktischen Züchters erweisen wird.

In Verfolgung der genannten Zwecke habe ich das Werk mit einer allgemein orientierenden, auch die Botanik berücksichtigenden Einleitung eröffnet. Dieser Abschnitt ist speziell auch aufgenommen zum Zwecke der Abrundung, damit der Leser alles beieinander habe. Sonst wäre dafür ein Bedürfnis eigentlich nicht vorhanden gewesen, da inzwischen ja vortreffliche Lehrbücher erschienen sind, wie, abgesehen von den grundlegenden Büchern von BATESON und JOHANNSEN, diejenigen von BAUR, CORRENS, GOLDSCHMIDT, HAECKER und PLATE, um nur solche zu nennen, die in deutscher Sprache erschienen sind.

Auf die orientierende Einleitung folgt ein ausführlicher, von rein didaktischen Gesichtspunkten aus redigierter Abschnitt über elementare Biometrik. Es fehlte seit GALTON bis auf JOHANNSEN an einer Behandlungsweise der Biometrik, welche auch den mathematisch nur mäßig beschlagenen oder begabten Biologen, der sich aber gerne belehren möchte, in den Stand gesetzt hätte, die einfachsten und notwendigsten variations- und korrelationsstatistischen Methoden und namentlich die Zuverlässigkeitsbestimmungen zu verstehen und selbst anzuwenden. Auch DAVENPORTS verdienstvolles kleines Buch ist zu resümiert, um lehrhaft zu sein. Es hat seinen Wert für schon Eingeweihte. Erst JOHANNSEN hat es in seinem geistvollen Vererbungsbuch verstanden, in vorbildlich klaren, fesselnden Ausführungen bei manchen Biologen das Verständnis für biometrische

Methoden zu wecken und zugleich gegenüber ihrer Überschätzung durch eine einseitig mathematische Richtung ihre biologische Bedeutung auf das richtige Maß zurückzuführen. Ich schließe mich in dem biometrischen Abschnitte eng an JOHANNSENS Darstellungsweise an. Einzelne, für die Zoologie nicht aktuelle, spezielle Abschnitte schließe ich aus, andere Teile füge ich neu hinzu. Als alter Praktiker im Unterricht habe ich es ratsam gefunden, reichlich Beispiele und Anwendungen vorzubringen, welche zeigen sollen, wie man sich der Formeln in gegebenen Fällen bedienen soll. Ich habe um so eher ganz geringe mathematische Kenntnisse vorausgesetzt, als mein eigenes Rüstzeug recht bescheiden ist, und habe z. B. auf die Herbeiziehung der Integralrechnung ganz verzichtet. Ich habe noch solche Dinge elementar schulmeisterlich behandelt, die für einen Mathematiker zum Einmaleins gehören, so daß mancher über den Abschnitt den Kopf schütteln mag. Das schöne Buch von YULE war bei der Fertigstellung des Manuskriptes noch nicht erschienen.

Der Hauptteil des Werkes besteht in ausführlichen, systematisch und übersichtlich gruppierten Referaten über die experimentelle Vererbungsforschung von 1900—1912. Ohne auf Kritik ganz zu verzichten, habe ich mir alle Mühe gegeben, objektiv und möglichst erschöpfend über den gesamten Inhalt einer jeden in Betracht kommenden Arbeit zu referieren. Referat und Kritik sind aber immer scharf auseinandergehalten. Mustergültige und nachahmenswerte Leistungen habe ich ausdrücklich hervorgehoben. Die gewöhnliche Art der Berichterstattung in den meisten Jahresberichten hat mir bei meiner eigenen Arbeit fast als abschreckendes Beispiel gedient. Über den wirklichen Inhalt der Schriften kann man sich an der Hand dieser Berichte nur so ganz unvollkommen orientieren, und man wird so häufig irregeleitet, daß ich seit Jahren auch auf morphologischem Gebiete auf ihre Benutzung fast vollständig verzichte. Es ist ein wahres Glück, daß die Herstellung von Sammelreferaten über Spezialgebiete, die sich auf eine Periode von mehreren Jahren erstrecken und von sachkundigen Autoren ausgearbeitet werden, immer mehr in Aufschwung kommt. Ein großes derartiges Sammelreferat soll mein Werk enthalten.

Vielfach unterlassen es Autoren, besonders gewisse Spezialisten unter den Systematikern, den Leser über den Gegenstand, den sie behandeln, auch nur ganz kurz zu orientieren. Es mag darunter solche geben, welche sich darüber aufhalten, daß sie von der „Kathederwissenschaft“ zu wenig berücksichtigt werden; solche, welche aber imstande wären, zu schreiben: Bekanntlich trägt das vorletzte Abdominalfußpaar von *Mysarchus mülleri* var. insignis im dritten Larvenstadium am zweiten Gliede außen und oben eine 0,13 mm lange Sinnesborste. Vor wenigen Tagen wußten sie es vielleicht selbst nicht. In solchen und ähnlichen Fällen habe ich zunächst mich selbst hinreichend zu orientieren gesucht und darauf dem Referate erläuternde Bemerkungen hinzugefügt, zur Bequemlichkeit des Lesers. Die Information lag durchaus nicht immer am Wege.

Ich hoffe keine wichtige Arbeit übersehen zu haben. Um möglichen Aussetzungen aber von vorneherein zu begegnen, will ich darauf hinweisen, daß mein Werk es mit der experimentellen Vererbungslehre und nicht mit Bastardkunde

zu tun hat. Das ist nicht dasselbe. An allfällig übersehene Autoren richte ich die Bitte, mir Separata ihrer Abhandlungen zuzuschicken, die ich dann in einem Nachtrag berücksichtigen kann.

Der vorliegende Band enthält vom referierenden Teile die Klasse der Säugtiere. In ähnlicher Weise werden im zweiten Band alle übrigen Tierabteilungen behandelt werden. Das Manuskript zu demselben ist fast fertig, so daß er bald nachfolgen kann, wenn es die Verhältnisse gestatten. Dieser Vorbehalt ist in der unfäßbar schaurigen Schreckenszeit, die wir erleben müssen, leider notwendig. Aber auch ein persönlicher Vorbehalt ist am Platze. Mein Geist ist zurzeit zwar noch ziemlich willig, aber das Fleisch bedenklich schwach.

Beim Abschnitt „Echinoderma“ werde ich die künstliche Entwicklungs-
erregung im allgemeinen und ihre Kombination mit Bastardbefruchtung im besonderen eingehend behandeln. Besondere Kapitel werden der wissenschaftlichen Erforschung der Folgen der Inzucht, dem Problem der Geschlechtsbestimmung und Geschlechtsvererbung und der Frage nach der Vererbung somatogener Eigenschaften gewidmet sein. Verschiedene Zahlentabellen im Anhang werden die Benutzung des biometrischen Abschnittes erleichtern. Der Anhang wird auch ein Verzeichnis der gebräuchlichsten englischen Termini technici der Züchter enthalten. Sehr ausführliche Literaturverzeichnisse und Register werden den Schluß bilden.

Viele haben mich bei meiner Arbeit unterstützt. Ihnen allen sage ich, ohne daß ich alle ihre Namen jetzt schon nenne, meinen herzlichsten Dank. Herr Dr. S. PONIATOWSKI hat mir seine sachkundige Erfahrung bei der Revision der Druckbogen des biometrischen Teils in lebenswürdiger Bereitwilligkeit zur Verfügung gestellt. Und jetzt schon ist es mir eine angenehme Pflicht, der Verlagsbuchhandlung und den technischen Anstalten für die liebevolle Sorgfalt zu danken, mit der sie sich des Werkes angenommen haben.

Zürich, den 18. August 1914.

Arnold Lang.

Inhalt der ersten Hälfte.

	Seite
Aphoristische Begriffsbestimmungen	1
I. Hauptteil. Zur allgemeinen Orientierung. Inhalt	3
II. Hauptteil. Anfangsgründe der Biometrik der Variation und Korrelation. Versuch einer gemeinverständlichen Darstellung, und Anleitung zur Anwendung der elementaren biometrischen Methoden. Inhalt	201
III. Hauptteil. Ausführlicher Bericht über die planmäßigen Hybridationsversuche mit Tieren während der Dekade 1900/12 .	465
Einleitung zum speziellen Teil. Inhalt	467
Erster Abschnitt. Säugetiere	489
Erstes Kapitel. Nagetiere. Inhalt	489
Zweites Kapitel. Raubtiere. Carnivora. Inhalt	721
Drittes Kapitel. Huftiere. Ungulata. Inhalt	743

Die sinnenfällige Erscheinung der Vererbung ist die mindestens unter unveränderten Umweltbedingungen eintretende Neuentfaltung (nicht Übertragung) quantitativ, qualitativ und der räumlichen sowie zeitlichen Ordnung nach mit den Merkmalen der Aszendenten übereinstimmender Eigenschaften bei den Deszendenten.

Die Erbllichkeit beruht auf dem unveränderten Fortbestehen einer bestimmten genotypischen Konstitution (JOHANNSEN) der stofflichen Grundlage der Vererbung und damit auch auf der unveränderten Fortdauer einer bestimmten Reaktionsnorm (BAUR, WOLTERECK).

Die sinnenfällige erbliche Organisation ist im wesentlichen das Resultat des Zusammenwirkens von erbeinheitlichen Genen oder Erbfaktoren bei der Entwicklung, Faktoren, denen ein hoher Grad von Autonomie zukommt, die man sich vorläufig am besten nach dem Vorbilde komplizierter chemischer Verbindungen vorstellt, welche vollkommen assimilationsfähig sind und neben einer außerordentlichen Widerstandskraft gegen äußere Einwirkungen ein enormes Vermögen der Selbstwiederherstellung besitzen (autokatalytische Substanzen).

Von der Vererbung ist zu unterscheiden das Nachklingen (Apechese). Das Nachklingen endigt stets mit einem Ausklingen und beruht wohl auf einer nur teilweisen Veränderung einer oder mehrerer Faktorensubstanzen, welche durch das Selbstwiederherstellungsvermögen vollständig rückgängig gemacht wird, aber nur langsam nach einer oder mehreren Generationen.

Die Vererbung erworbener Eigenschaften kann nichts anderes sein als Variation bzw. Mutation, bleibende Veränderung der genotypischen Konstitution, so daß der veränderte Teil der Faktorensubstanzen den unveränderten vollkommen assimiliert.

Die b i s j e t z t mit einiger Sicherheit nachgewiesenen Variationen (bzw. Mutationen) sind jedoch fast ausschließlich Verlustvariationen, beruhen auf dem gänzlichen Ausfall eines oder mehrerer Erbfaktoren.

Die Mannigfaltigkeit der Erbliehkeitserscheinungen bei der geschlechtlichen Fortpflanzung hängt ab 1. von der Art der Verteilung der Erbfaktoren bei der Gametenbildung (Spaltungs- und Reduktionsvorgänge, Bildung reiner Gameten) und 2. von ihrer Neukombination bei der Befruchtung (Amphimixis, WEISMANN).

Die Erbfaktoren scheinen an die chromatische Substanz der Zelle gebunden zu sein.



Gen. 33

I. Hauptteil.

Zur allgemeinen Orientierung.

(Nach einem 1909 vor der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Frankfurt a. M. (DARWIN-Feier) vom Verfasser vorgetragenen Referate über die neueren Vererbungsversuche, verbessert und stark erweitert.)

Inhalt.

	Seite		Seite
Vorbemerkungen	5	X. Einiges zur Terminologie	38
I. Variation und Modifikation (Mutation und Somation)	8	XI. Ein erster einfacher Fall alternativer Vererbung. Eine monohybride Kreuzung mit intermediärer Ausbildung des Außenmerkmals im heterozygotischen Zustand. Der sogen. Mirabilis- oder Zeotypus der alternativen Vererbung	40
II. Populationen und reine Linien. Klonen. Phänotypus. Transgressive Modifikabilität und Variabilität . .	15	XII. Ein zweiter einfacher Fall alternativer Vererbung. Eine monohybride Kreuzung mit mosaikartiger Vermengung der elterlichen Außenmerkmale im heterozygotischen Zustand. Mosaikvererbung. „Particulate Inheritance“ GALTON. Beispiel: die blauen Andalusierhühner	46
III. Das GALTONsche Rückschlags- oder Regressionsgesetz. Unzulänglichkeit der ausschließlich biometrischen (statistischen) Methode	20	XIII. Ein dritter einfacher Fall alternativer Vererbung. Eine monohybride Kreuzung mit vollkommener Dominanz des gekreuzten, positiven Außenmerkmals des einen Elters. Echt MENDELsche Vererbung	49
IV. Züchtungsmethoden	22	XIV. Ein vierter einfacher Fall echt MENDELScher, alternativer Vererbung. Eine monohybride Kreuzung mit vollkommener Dominanz eines negativen Außenmerkmals	53
V. Die Wirkung der Selektion in gemischten Populationen und in reinen Linien	24		
VI. Genotypische Konstitution. Die Gene oder Faktoren. Genotypus und Biotypus. Erbformeln	25		
VII. Weiteres über die Modifizierbarkeit. Zum Begriff der Erbllichkeit. Genotypische Konstitution und Reaktionsfähigkeit bzw. Reaktionsnorm . . .	26		
VIII. Die alternative (MENDELsche) Vererbung. Gene. Faktoren. Erbeinheitliche Eigenschaften.	34		
IX. MENDELs Methode der Kreuzungsanalyse	37		

	Seite		Seite
XV. Statistik und alternative Vererbung	55	XXVIII. Verschiedene Formen der Latenz	90
XVI. Störungen im typischen Verlauf monohybrider Kreuzungen . . .	55	XXIX. Die Hypothese der Polymerie (H. NILSSON-EHLE 1908, 1909. EAST 1910, ARNOLD LANG 1910) Homomerie (PLATE 1913). . . .	90
XVII. Über das Schicksal von Mutationen in der Nachkommenschaft . . .	57	XXX. Die drei Hauptsätze der modernen, experimentellen Vererbungslehre	93
XVIII. Die Nachkommenschaft von Heterozygoten in späteren Generationen bei fortgesetzter Selbstbefruchtung (Autogamie)	58	XXXI. Geschlechtsbestimmung und Geschlechtsvererbung. Geschlechtsvererbung und Mendelismus . .	95
XIX. Das Schicksal eines gegebenen Zahlenverhältnisses der Phänotypen einer gemischten Population von Fremdbefruchtern (allogamen Organismen) in späteren Nachkommenpopulationen bei Panmixie . . .	60	XXXII. Vorläufige, kurze Darstellung der Chromosomentheorie der Geschlechtsbestimmung und geschlechtsgebundenen Vererbung	109
XX. Ein einfachstes Beispiel der Bestimmung der Veränderung des Zahlenverhältnisses in den aufeinanderfolgenden Generationen bei fortgesetzter strenger Ausmerzung (Selektion) eines Biotypus für den Fall vollkommener Dominanz	63	XXXIII. RICHARD HERTWIGS Geschlechtsbestimmungshypothese	117
XXI. Einfache Fälle von Polyhybridismus	65	XXXIV. Artbastarde. Intermediäre Vererbung mit vermeintlicher Konstanz der Bastardformen . . .	119
XXII. Die BAURSCHE Hybridationstabelle für die F_2 -Generation bei Mono- und Polyhybridismus nach Inzucht der F_1 -Generation bei völliger Dominanz	71	XXXV. Artkreuzungsversuche bei <i>Antirrhinum</i> nach ERWIN BAUR (1911) und J. P. LOTSY (1912). . . .	124
XXIII. Gegenseitige Beeinflussungen von Genen und daraus sich ergebende Komplikationen in den Spaltungserscheinungen und Veränderungen der Zahlenverhältnisse. Kreuzungs- atavismus. Kryptomerie	72	XXXVI. Die Unfruchtbarkeit der Art- hybriden	126
XXIV. Verkoppelungen von Genen . . .	74	XXXVII. Die Verschiedenheit reziproker Artbastarde	134
XXV. Abstoßungen, Repulsionen von Genen. „Spurious Allelomorphism“ (BATESON) = Falscher, unechter Allelomorphismus	76	XXXVIII. Das Luxurieren der Bastarde .	135
XXVI. BATESON und PUNNETTS Reduplikationstheorie (Theorie der Vielfältigung bestimmter Gametensorten. PLATE. Theorie der gesetzmäßigen Disproportion der Gametensorten. LANG).	80	XXXIX. Falsche oder einseitige Bastarde. Pseudogamie (FÖCKE), Monolepsis (BATESON)	136
XXVII. Epistase und Hypostase (BATESON 1907). Faktorenhierarchie (LANG)	85	XL. MENDEL'S konstante, nicht spaltende Bastarde von <i>Hieracium</i> - Arten	138
		XLI. Die doppeltreziproken <i>Oenothera</i> - bastarde von DE VRIES	139
		XLII. Erbliche Assoziation (Korrelation) von Merkmalen	141
		XLIII. Gegenseitige Beeinflussung von Pfropf- bzw. Transplantations- symbionten. Pfropfbastarde. Pflanzliche Chimären	159
		XLIV. Die Xenien	176
		XLV. Die Telegonie. Infektion . . .	178
		XLVI. Vererbung erworbener Eigen- schaften	182

Unser verehrter Vorsitzender hat in beredten Worten das Andenken des ehrwürdigen Altmeisters der biologischen Wissenschaften gefeiert. Es geziemt sich auch mir, zu Beginn meines Referates über einige der wichtigsten Resultate experimenteller Vererbungsuntersuchungen meinerseits daran zu erinnern, daß auch nach dieser Richtung DARWINS Forschertätigkeit einen Höhepunkt markiert. Kein Biologe vor und nach DARWIN hat je in so umfassender Weise nur zu wissenschaftlichen Zwecken experimentiert und keiner hat so intensiv wie er sich bemüht, die Erfahrungen der praktischen Züchter der Wissenschaft dienstbar zu machen.

Ich glaube auch, in einigem Gegensatz zu CORRENS, daß DARWIN sich MENDEL gegenüber anders verhalten hätte als NÄGELI, der in der Variations- und Vererbungslehre als Zeitgenosse DARWINS neben diesem zuerst genannt werden muß. Während NÄGELI¹⁾, der von MENDEL eingehend über seine Versuche informiert und auf dem Laufenden gehalten wurde, wohl wenigstens teilweise infolge vorgefaßter Meinungen die Bedeutung dieser Versuche nicht recht zu würdigen wußte²⁾, hätte sich DARWIN vermutlich geräuschlos an die Arbeit gemacht,

¹⁾ CARL WILHELM NÄGELI, geb. 27. März 1817 in Kilchberg bei Zürich. Einer der bedeutendsten Botaniker des 19. Jahrhunderts und hervorragend spekulativ-philosophisch begabter Kopf mit gründlicher mathematisch-physikalischer Bildung. Studierte in Zürich, Genf und Berlin und habilitierte sich, nachdem er anderthalb Jahre bei SCHLEIDEN in Jena gearbeitet, 1842 in Zürich. 1848 außerord. Professor in Zürich, 1852 ordentl. Professor in Freiburg i. Br., 1855 in Zürich, 1857 in München, wo er am 10. Mai 1891 starb. In seinem berühmten theoretischen Hauptwerk „Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, 1884“ bekämpfte er, obschon energischer Anhänger der Abstammungslehre, DARWINS Selektionstheorie und suchte sie durch eine Theorie der direkten Bewirkung zu ersetzen, welche dartun sollte, „daß einerseits (durch) die Konfiguration des idioplasmatischen Systems mit innerer Notwendigkeit stetig komplizierter und periodisch neue Organisationsanlagen fertig (entfaltungsfähig) werden, daß andererseits die äußeren Einflüsse, welche als direkte Reize und indirekt als Bedürfnisreize wirken, Anpassungsanlagen im Idioplasma erzeugen.“ NÄGELI war davon überzeugt, daß seine Theorie mechanistisch begründet sei, worüber man allerdings verschiedener Meinung sein kann. Seine Unterscheidung von Organisationsmerkmalen und Anpassungsmerkmalen, welche in der Botanik fast allgemein akzeptiert wurde, läßt sich wohl nicht halten. NÄGELI hat zum ersten Male an der Lebenssubstanz (Protoplasma) das Idioplasma (WEISMANNs Keimplasma) als Träger der erblichen Anlagen vom bloßen Ernährungsplasma unterschieden. Auch hat er zuerst die idioplasmatisch fixierten, erblichen Variationen und die nicht erblichen „Modifikationen“ (S. 263) auseinandergehalten, welche von den Umweltfaktoren abhängen und nur solange bestehen, als die letzteren einwirken. Einen starken, aber nachteiligen Einfluß übte lange Zeit, ja zum Teil heute noch, die NÄGELISCHE scharfe Unterscheidung der Rassen, welche der Kultur angehören, rasch entstehen, aber in ihren Merkmalen sehr unbeständig sind, und der dem wilden Zustande angehörenden Varietäten, welche äußerst langsam entstehen, dafür aber eine sekuläre Dauer haben.

²⁾ Seitdem diese Bemerkung zum erstenmal veröffentlicht wurde (1909), hat in den Jahren 1912 und 1913 eine lebhafte Kontroverse über das Thema „GREGOR MENDEL und KARL NÄGELI“ in der „Naturwiss. Wochenschrift“ zwischen HUGO FISCHER einerseits und EMANUEL SCHERER sowie C. CORRENS, dem Herausgeber von 10 Briefen MENDELs an NÄGELI, anderseits, stattgefunden. HUGO FISCHER hatte (1912. No. 7. S. 97) der Auffassung Ausdruck verliehen, es sei unwahrscheinlich, daß ein so bedeutender Forscher wie NÄGELI die grundlegenden Arbeiten MENDELs für unwesentlich gehalten habe, und so bliebe denn die andere Deutung, daß er jenen absichtlich totgeschwiegen habe. Dieser Auffassung widersprachen SCHERER und CORRENS mit guten Gründen, und namentlich CORRENS machte auf eine Reihe von wichtigen Errungenschaften der Forschung, die erst seit MENDELs und

MENDELS Versuche nachgeprüft und nach einer nicht zu kleinen Anzahl von Jahren die Welt mit einem Werke überrascht, das ganz gewiß MENDELS Namen schon damals berühmt gemacht hätte. Es darf indessen keineswegs außer acht gelassen werden, daß zu Lebzeiten MENDELS der Boden für eine richtige Würdigung seiner Entdeckungen noch wenig vorbereitet war, und man darf daran zweifeln, ob sich MENDEL selbst ihrer vollen Tragweite bewußt war.

Unter den Nach-MENDELSchen Forschungsergebnissen und Theorien, welche die Wissenschaft in besonders hohem Grade für die Befruchtung durch den Mendelismus empfänglich machten, sind in erster Linie zu nennen die zytologische Befruchtungsforschung, die Lehre von der chromatischen Substanz als Vererbungssubstanz und der Chromosomen als Vererbungsträger (1885, STRASBURGER, O. HERTWIG, WEISMANN), die Lehre von der Individualität der Chromosomen (WEISMANN, BOVERI), die WEISMANNsche Interpretation der Reduktionsvorgänge bei der Gametogenese, seine Interpretation des Befruchtungsvorganges als Amphimixis, seine Lehre von den Determinanten, welche als eine Art von stofflichen Erbinheiten einiges mit den MENDELSchen Erbinheiten gemeinsam haben, und gewiß auch die große WEISMANNsche Geistestat der Kritik der Annahme von der Vererbung erworbener Eigenschaften, welche Annahme sich mit der Faktorenlehre nicht recht vertragen will. Nicht minder kommen in Betracht die eingehenden Erörterungen des Botanikers KORSCHINSKY und des Zoologen BATESON über alternative, sprungweise Variation und Artbildung und DE VRIES' allbekannte Mutationstheorie.

Auf DARWIN folgte eine Periode des Stillstandes, im wesentlichen nur unterbrochen durch die ausgedehnten experimentellen Schmetterlingsuntersuchungen von STANDFUSS, die aber erst gegen Ende der neunziger Jahre allgemeiner bekannt und gewürdigt wurden. Zweifellos wäre die vererbungswissenschaftliche Ausbeute dieses mit unvergleichlicher Geschicklichkeit experimentierenden Lepidopterologen anders und noch bedeutender ausgefallen, wenn er sich weniger mit der schwierigen Frage der Hybridation entfernt verwandter und mehr mit der Untersuchung des Verhaltens weniger, scharf umschriebener Merkmale nahe verwandter Formen beschäftigt hätte. — Mit Recht hat man den Rückgang der experimentellen Erbllichkeitsforschung einerseits der Meinung zugeschrieben, auf dem Gebiete der Zuchtversuche seien nach DARWIN keine großen Lorbeeren mehr zu holen, andererseits dem Umstand, daß die Begründung und der Ausbau der Abstammungslehre durch Morphologie, Systematik und Biogeographie das allgemeine Interesse fast ausschließlich in Anspruch nahmen. Ruhte das Experiment, so arbeitete doch der grübelnde Gedanke und baute kunstvoll gefügte

NÄGELIS Zeit datieren, und auf andere Dinge aufmerksam, die zu der Ansicht führen können, daß eben damals „die Zeit noch nicht reif dafür war“. Und in der Tat, man ist noch eher geneigt, dieser Ansicht zuzustimmen, wenn man sich der Geringschätzung, des Unglaubens und des unverhohlenen Mißtrauens erinnert, mit denen die meisten Biologen der Wiederentdeckung der MENDELSchen Gesetze und ihrer Bestätigung in dem ersten halben Dezennium dieses Jahrhunderts begegneten. Auf die Berichtigung von SCHERER und CORRENS hin hat dann HUGO FISCHER in loyalster Weise den gegenüber NÄGELI erhobenen Vorwurf zurückgenommen. Der Briefwechsel zwischen MENDEL und NÄGELI war ihm unbekannt geblieben.

Lehrgebäude, die, wer wollte das leugnen, viele neue Aussichten eröffneten und zu fruchtbarer Forscherarbeit anregten. In den Dienst dieser Vererbungsfor- schung stellte sich aber ungleich mehr die bloße Beobachtung als das Experi- ment. Jedoch müssen uns gewiß die Leistungen der subtilen zytologischen Forschung über die Vorgänge vor, während und nach der Befruchtung mit Be- wunderung erfüllen.

Die Neubelebung der experimentellen Vererbungsfor- schung ging von der Botanik aus, die sich ja der experimentellen Methode nie so stark entfremdet hatte, wie die Zoologie. Der Anstoß wurde gegeben durch die 1900 erfolgte Wieder- entdeckung der von dem deutsch-österreichischen Augustinerabt und Prälaten MENDEL¹⁾ in den sechziger Jahren durch zielbewußte Bastardierungsversuche nach- gewiesenen Vererbungsgesetzmäßigkeiten durch DE VRIES, CORRENS und TSCHERMAK, denen sich bald andere Forscher auch auf zoologischem Gebiete, vor allem BATESON, CASTLE, CUÉNOT, DAVENPORT, DONCASTER, HURST, der Sprechende u. a. anschlossen. Gerne ergreife ich die Gelegenheit, um hervorzuheben, daß WILHELM HAACKE schon anfangs der neunziger Jahre hier in Frankfurt ausgedehnte Zucht- versuche mit Mäusen begann und, ohne etwas von MENDEL zu wissen, zu Ergeb- nissen gelangte, die mit denen MENDELS, wie er selbst sagt, eine verblüffende Übereinstimmung zeigen. Seit 1900 hat die exakte Vererbungsfor- schung einen mächtigen Aufschwung genommen und in einem Dezennium — es ist dies keine Übertreibung — in der Ermittlung von Gesetzmäßigkeiten, in der Erkenntnis der natürlichen Ordnung „nach Zahl und Maß und Gewicht“ mehr geleistet, als im ganzen vorausgehenden Zeitraume. Die Führung hat dabei die Botanik behalten, und das wird voraussichtlich so bleiben²⁾. Mit den Pflanzen läßt sich leichter experimentieren, ihre Reaktionen lassen sich leichter überblicken, kontrollieren und analysieren, die Gewächse erheischen geringere Pflege, auch laufen sie nicht davon und braucht man sie nicht einzusperren. Von unschätz- barer Bedeutung für die Erblchkeitsforschung ist es sodann, daß es im Pflanzen- reich zahlreiche Formen mit fakultativer Fremdbefruchtung gibt, die sich be- liebige Generationen hindurch bei Selbstbefruchtung oder sogar parthenogenetisch züchten lassen und für gewöhnlich überhaupt nur so fortpflanzen³⁾. Es ist un- möglich, über die Hauptergebnisse der experimentellen Vererbungslehre zu refe- rieren, ohne auf botanische Untersuchungen Rücksicht zu nehmen. — Eine sichere Haupterrungenschaft der Forschung ist die, daß die wichtigsten für gewisse Merk- malskategorien festgestellten Gesetzmäßigkeiten ganz allgemeine Gültigkeit haben,

¹⁾ Eine kurze Biographie MENDELS folgt an anderer Stelle.

²⁾ Die Ereignisse haben seitdem dieser Voraussage nicht ganz Recht gegeben. Auf mehreren Gebieten der experimentellen Vererbungslehre, so namentlich bei den Untersuchungen, die sich auf den Ausbau der Faktorenlehre beziehen, rivalisiert die Zoologie erfolgreich mit der Botanik, und in der Chromosomentheorie der Geschlechtsdifferenzierung sowie in der Lehre von der geschlechtsge- bundenen Vererbung steht sie an führender Stelle.

³⁾ Die Fähigkeit der parthenogenetischen Fortpflanzung und der ungeschlechtlichen Fort- pflanzung durch Teilung ist inzwischen auch von Zoologen mit großem Erfolg in den Dienst der Ver- erbungslehre gestellt worden. Wir brauchen bloß an die Untersuchungen von WOLTERECK über Daphni- den und JENNINGS über *Paramaecium* zu erinnern.

und wir werden wohl auch in unserm alten und hoffentlich ewig jungen Europa gut daran tun, auf manchen Gebieten der Biologie mit dem botanisch-zoologischen Kastengeist etwas aufzuräumen.

I. Variation und Modifikation (Mutation und Somation).

Die Vererbungslehre ist untrennbar mit der Variationslehre verknüpft. Ich muß einige wichtige Ergebnisse der letzteren in erster Linie hervorheben, doch nur solche, welche ganz direkt mit experimenteller Vererbungsforschung zu tun haben.

DARWIN kannte wohl schon die wichtigsten Formen der Variation, ohne sie indessen scharf auseinanderzuhalten. Er operierte aber in seiner Selektionstheorie fast ausschließlich mit jenen geringfügigen individuellen Abweichungen, die man bis vor kurzem ohne genauere Analyse als für die kontinuierliche oder fluktuierende Variation charakteristisch zu betrachten gewohnt war. Er hielt diese minimalen Abweichungen für in sehr vielen Fällen erblich, wußte aber recht wohl, daß sie dies in andern Fällen nicht sind. Diese Frage scheint ihm aber nicht viel Kopfzerbrechen verursacht zu haben; er erledigte sie mit dem Satze „any variation which is not inherited is unimportant for us“. DARWIN kannte aber auch die diskontinuierliche Variation, die DE VRIESschen Mutationen, die „Sports“ der Züchter, die „single variations“. Für diese Kenntnis ist besonders die nachfolgende Stelle aus dem 2. Bande seines Werkes über das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation, S. 109, sehr bezeichnend: „Alle die oben aufgezählten Charaktere, welche in einem vollkommenen Zustande auf einige der Nachkommen überliefert werden und auf andere nicht — die distinkten Farben, Nacktheit der Haut, Glätte der Blätter, das Fehlen von Hörnern oder des Schwanzes, überzählige Zehen, Pelorien, zwerghafte Struktur usw. — alle diese sind, wie man weiß, plötzlich bei individuellen Tieren und Pflanzen aufgetreten.“ Diesen „single variations“ maß aber DARWIN, wohl wegen ihrer Seltenheit, nur geringe Bedeutung bei¹⁾.

Erst KORSCHINSKY, BATESON und DE VRIES erkannten die volle Bedeutung solcher diskontinuierlicher Abweichungen, „Sports“ oder Mutationen. DE VRIES und auf zoologischem Gebiete zuerst TOWER wiesen experimentell nach, daß sie in sehr vielen Fällen gleich bei ihrem wirklich oder scheinbar ersten unvermittelten Auftreten erblich sind. Seitdem ist nun schon recht häufig das plötzliche unvermittelte Auftreten solcher Mutationen aus meist unbekannten Ursachen in hohem Grade wahrscheinlich gemacht worden. Dabei haben sich die durch sprungweise Variationen entstandenen Formen, die „Mutanten“ von DE VRIES, in der weitaus großen Mehrzahl der Fälle und gerade in jenen, bei welchen der Tatbestand am sichersten festgestellt wurde, als sogenannte Verlustmutanten erwiesen, d. h. solche, bei welchen eine Eigenschaft aus dem elterlichen Bestand an erblichen Eigenschaften verschwunden ist. Dies ist die jetzige Auffassung, während DE VRIES für diese Verlustmutationen, die er *retrogressive Mutationen* nannte, eher geneigt war anzunehmen, daß es sich nicht um einen

¹⁾ Über das, was DARWIN unter fluktuierender oder individueller Variabilität versteht, vgl. besonders den kleinen Aufsatz von E. LEHMANN, 1911, und über die wechselnden Ansichten von DARWIN über die Bedeutung der „Sports“ siehe die Abhandlung von CHARLES F. COX, 1909.

wirklichen Verlust, sondern eher bloß um ein Latent-, ein Inaktivwerden der betreffenden Eigenschaft handelt. Gewinnmutationen (progressive Mutationen von DE VRIES), bei denen ein wirklich neues erbliches Merkmal unvermittelt auftritt, sind nur höchst selten und bis jetzt noch nicht mit jeden Zweifel ausschließender Sicherheit beobachtet worden.

Die Pflanze, bei der bis zur Stunde wirkliche oder scheinbare Mutation im größten Umfange festgestellt wurde, ist die großblumige Nachtkerze *Oenothera Lamarckiana* (Fig. 1),

die gleich ihrer bei uns an Flußufern häufigen Verwandten, *Oenothera biennis*, aus Nordamerika stammt, aber seit langem in Europa verwildert vorkommt. DE VRIES beobachtete sie seit der Mitte der 70er Jahre jahrelang in Hilversum bei Amsterdam auf freiem Felde und sodann in ausgedehnten Massenkulturen und planmäßig durchgeführten



Fig. 1.



Fig. 2

Zuchten und sah 14 neue Formen (vgl. beispielsweise Fig. 2, 3, 4) in 1 bis 5% der Nachkommenschaft

Oenothera Lamarckiana a die unterste Blume, im Verwelken begriffen, auf das Tragblatt herabgefallen (nach DE VRIES aus Lotsy).

Oenothera gigas (nach DE VRIES aus Lotsy).

auftreten, von denen sieben sofort „samenbeständig“, drei nicht konstant und vier unfruchtbar waren. DE VRIES berichtete über seine bedeutungsvollen und man darf sagen epochemachenden Beobachtungen und Versuche in mehreren Abhandlungen und dann in zusammenfassender Weise in seinem berühmten zweibändigen Hauptwerke „Die Mutationstheorie“ (1901, 1903). Diese Theorie will er aber selbst als eine Konsequenz seiner Theorie von der intrazellulären Pangenesis und weder aus der Bastardlehre noch aus seinen Beobachtungen an *Oenothera* hervorgegangen betrachtet wissen. Seit 1901 sind DE VRIES' *Oenothera*-Mutanten nie mehr zur Ruhe gekommen. Der Kampf um die Nachtkerzen dauert zur Stunde noch ungeschwächt fort. Mehrere Forscher, so BATESON, BOULENGER, BRADLEY MOORE DAVIS, GATES, N. HERIBERT-NILSSON, HONING, LECLERC DU SABLON, LOTSY, PLATE u. a. haben z. T. aus theoretisch-kritischen Bedenken heraus, z. T. gestützt auf neue Untersuchungen, die Ansicht ver-

fochten, daß wahrscheinlich oder möglicherweise die in der Nachkommenschaft von *Oenothera Lamarckiana* in einem wechselnden Prozentsatz (der unpassenderweise auch *Mutationskoeffizient* genannt wird) auftretenden neuen Formen in Wirklichkeit gar keine solchen, gar keine wahren Mutanten sind, vielmehr als resurgente Typen Spaltungsvorgängen ihr Wiederauftreten verdanken, ähnlich denen, die in den Nachkommengenerationen von Bastarden vorkommen.



Fig. 3.
Oenothera rubrinervis (nach
DE VRIES aus Lotsy).



Fig. 4.
Oenothera altida (nach
DE VRIES aus Lotsy).

Die großblumige Nachtkerze wäre also keine reine, einheitliche Spezies, sondern eine komplizierte Bastardform, in deren Vorgeschichte verwickelte Kreuzungen verschiedener Typen stattgefunden hätten, die jetzt in den Kulturen nach noch unerkannten Gesetzmäßigkeiten wieder zutage treten. Ein Forscher, DAVIS, versuchte sogar *Oenothera Lamarckiana* synthetisch durch Kreuzung einfacherer, reinerer Typen (er benutzte dazu *Oenothera biennis* und *O. grandiflora*) künstlich herzustellen, hat aber sein Ziel bis jetzt, wie es

scheint, höchstens teilweise erreicht. Für die Bastardnatur spricht jedenfalls der Umstand, daß die fraglichen Mutanten, wie rezessive Resurgenten, mit denen wir uns ausführlich zu beschäftigen haben werden, sofort rein weiter zeugen.

Gegenüber dieser Kritik hält DE VRIES, unterstützt durch STOMPS und andere, an seiner Auffassung fest und legt besonders Gewicht darauf, daß *Oenothera biennis* einzelne identische oder doch sehr ähnliche Mutanten hervorbringt, wie *Oenoth. Lamarckiana*. Er nimmt demzufolge an, daß die *Mutabilität* der beiden Arten, die sich in einer *Mutationsperiode* befinden, älter ist als diese Arten selbst, daß sie schon der gemeinsamen Vorfahrenform eigen war. Er hebt auch hervor, daß das Zahlenverhältnis, in welchem die Mutanten auftreten, mit keinem der bis jetzt experimentell bei Bastardzuchten ermittelten übereinstimmt.

Es ist jedenfalls nicht wahrscheinlich, daß alle Merkmale der Mutanten bloß resurgente sind¹⁾. So dürfte das Auftreten der Mutation *gigas* (Fig. 2) bei

¹⁾ Wenn es sich auch definitiv herausstellen sollte, daß manche der in den *Oenothera*-Zuchten auftretenden Formen heutzutage keine wirklichen Mutanten, keine Neubildungen, sondern abspaltende

O. Lamarckiana (und in ähnlicher Form auch bei *biennis*) wirklich auf Mutation beruhen, und zwar scheint das die einzige progressive Mutation bei *Oenothera* zu sein. Es ist nachgewiesen worden, daß *O. gigas* doppelt soviel Chromosomen (28) als die Mutterpflanzen *O. Lamarckiana* und *O. biennis* besitzt, in deren Zellen man bei ihrer Teilung 14 Chromosomen zählt. *O. gigas* zeichnet sich durch kräftigere Statur, breitere Blätter, dunkler grüne Farbe derselben, größere Blumen und dickere Knospen aus. Bei einer sich *gigas* annähernden Form, die STOMPS *semigigas* nennt, und die gelegentlich sowohl aus *O. Lamarckiana* als aus *biennis* entsteht, fand dieser Forscher 21 (also offenbar $14 + 7$) Chromosomen. Offenbar sind beide Arten, *Lamarckiana* und *biennis*, imstande, anstatt der gewöhnlichen normalen Gameten mit der reduzierten, haploiden Chromosomenzahl 7, gelegentlich befruchtungsfähige Keimzellen mit der diploiden Chromosomenzahl 14 zu bilden. Trifft eine solche Gamete mit 14 Chromosomen bei der Befruchtung mit einer gewöhnlichen haploiden Keimzelle (7 Chromosomen) zusammen, was die Regel sein wird, so entsteht offenbar eine *semigigas*. Nach DE VRIES traten bei gewissen Kreuzungen von *Oenothera*-arten mit 14 somatischen Chromosomen etwa unter 1000 Keimlingen 3 mit 21 somatischen Chromosomen auf, woraus sich schließen läßt, daß unter 1000 Eizellen etwa drei 14 Chromosomen aufweisen. Wenn dasselbe bei den Pollenkörnern der Fall ist, so ist das Mutationsprozent für *O. semigigas* ungefähr 0,6 %. Wenn nun *O. gigas* mit ihren 28 Chromosomen wirklich durch das Zusammentreffen bei der Befruchtung von zwei Fortpflanzungszellen (einer weiblichen und einer männlichen) mit je 14 Chromosomen entsteht, so ist die Wahrscheinlichkeit für des Auftreten dieser Mutation nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung $= 0,3^0/_{00} \times 0,3^0/_{00} = 0,003^2 = 0,000009 = 9$ *gigas*-Keimlinge auf 1 000 000 *Lamarckiana*-Exemplare.

Im Tierreich sind durch ihre Mutabilität am besten bekannt geworden einmal der Koloradokäfer *Leptinotarsa decemlineata* durch die mustergültigen Untersuchungen von TOWER und neuerdings besonders die Weinfliege *Drosophila ampelophila* durch die unermüdlichen Bemühungen von TH. H. MORGAN. Diese Mutationen werden uns später sehr eingehend beschäftigen.

Nicht ohne Schuld der oben genannten Begründer der Mutationstheorie gewöhnten sich die Biologen daran, die für die Mutationen charakteristischen sprung- oder stoßweisen Abweichungen für viel beträchtlicher zu halten, als sie es meist in Wirklichkeit sind. Man weiß jetzt, daß Mutationen sehr häufig zwar diskontinuierlich, aber sehr geringfügiger Natur sind. Man kann sie ohne genauere Analyse häufig nicht von fluktuierenden Modifikationen unterscheiden. Nicht ein Springen, sondern ein Trippeln! Andererseits gibt es unvermittelt, und schon ihrer Natur nach unvermittelt auftretende Abweichungen, wie z. B. der linksgewundene Zustand von *Helix pomatia* und verwandter Formen, die nicht erblich sind. Auch das hat sich nicht bestätigt, daß die erblichen Mutationen vorwiegend qualitativer Natur, die nicht erblichen Abweichungen aber „bloß“ quantitativer Natur, Plus- oder Minusvariationen sein sollen.

Resurgenten sind, so ist doch wohl nach dem gegenwärtigen Stande der Wissenschaft anzunehmen, daß sie ursprünglich durch Mutation entstanden sind.

Das ganze Tatsachenmaterial der experimentellen Forschung führt vielmehr dazu, ohne Rücksicht auf das Maß der Abweichung die beiden großen Kategorien der erblichen und der nicht erblichen Merkmale zu unterscheiden, für die ich die von BAUR wieder eingeführten NÄGELISCHEN Bezeichnungen der (erblichen) Variationen und (nicht erblichen) Modifikationen (Soma-tionen, PLATE) akzeptiert habe, die jetzt am meisten üblich sind. Wir können die Bezeichnung Mutationen für solche Variationen beibehalten, die unvermittelt, sprungweise neu entstanden sind oder von denen man diese Neubildung doch wenigstens annimmt.

Eine reiche Quelle, durch welche sich die organische Mannigfaltigkeit vergrößert, ist bei der zweigeschlechtlichen Fortpflanzung die durch den Vorgang der Befruchtung vermittelte beständige Neukombination von erblichen und erbinheitlichen Merkmalen. (Man vergleiche WEISMANN'S *Amphimixis*.)

Man sieht es einem Merkmal freilich nicht an, ob es in einem gerade vorliegenden Falle zu der einen oder andern Gruppe gehört. Das Zuchtexperiment muß entscheiden. Ausgedehnte Untersuchungen, vor allem an Pflanzen, aber auch an Tieren, z. B. Heliciden, Käfern usw. haben gezeigt, daß fast alle Unterscheidungsmerkmale sowohl in erblicher als auch in nicht erblicher Form vorkommen können. Variationen beruhen auf Veränderung, Verlust oder Neubildung der in den Gameten enthaltenen Vererbungsfaktoren, Modifikationen dagegen beruhen auf äußeren Einflüssen auf den sich entwickelnden Organismus und dauern nicht länger oder nicht viel länger als diese Einflüsse. Da viele Erfahrungen es immer wahrscheinlicher machen, daß auch die Gewebszellen ein wenigstens qualitativ ebenso vollständiges Assortiment von Vererbungsfaktoren besitzen können wie die Gameten, so ist von vornherein zu erwarten, daß, wenn bestimmte äußere Einflüsse eine bestimmte Veränderung, eine Variation am sich entwickelnden Soma, dem Personalteil des Körpers eines Organismus hervorrufen, dieselben Einflüsse, wenn sie auf die Gameten einzuwirken Gelegenheit haben, die nämliche Veränderung an den Vererbungsfaktoren der Gameten hervorrufen, d. h. eine erbliche Variation erzeugen. Es scheint aber, daß, wenigstens bei den Tieren, die örtlichen und funktionellen Verhältnisse der Geschlechtszellen bei der Entwicklung und im erwachsenen Organismus derart sind, daß dieses Zellmaterial äußeren Einflüssen möglichst entzogen ist.

Untersuchungen von weittragender Bedeutung über die Beziehungen zwischen erblicher Variation und persönlicher Modifikation sind von dem dänischen Botaniker JOHANNSEN, dessen ausgezeichnete, gedankenvolle und grundlegende „Elemente der exakten Erblehre“ demnächst in zweiter Auflage erscheinen werden, angestellt worden. Die Untersuchungen sind mustergültig, sowohl was die Technik des Experimentes, den Ausschluß der Fehlerquellen, als auch die variationsstatistische Behandlung des Beobachtungsmateriales anbetrifft. Ich will versuchen, die Hauptresultate begrifflich ganz exakt darzustellen, ohne auf die Einzelheiten einzutreten und ohne komplizierten mathematisch-biometrischen Apparat, so wie man den Gegenstand etwa in einer allgemeinverständlichen Vorlesung behandeln könnte.

Prüft man irgendeinen Bestand, eine Population, wie JOHANNSEN sagt, z. B. möglichst viele Individuen einer lokal begrenzten Kolonie einer Organismenart oder die zahlreichen Exemplare irgendeiner reichhaltigen aus verschiedenen Gegenden zusammengetragenen Sammlung irgendeiner Tierart, variationsstatistisch auf ein besonderes Merkmal, das sich quantitativ bestimmen läßt, so z. B. Länge, Gewicht, Zahl der Flossenstrahlen usw. und verteilt man sämtliche Individuen in Gewichtsklassen oder Längenklassen usw., wobei man die Klassen in ansteigender Ordnung auf der Abszisse einträgt und für die Zahl der zu einer Klasse gehörenden Individuen entsprechende Ordinaten errichtet, verbindet man sodann die oberen Endpunkte der Ordinaten mit einer Linie, so erhält man eine sogenannte Galtouneurve oder ein Variationspolygon. Diese Kurve ist häufig eingipflig und nähert sich nicht selten der Binomialkurve¹⁾ (Fig. 5). Sie steigt zu einem Gipfelpunkt

heran und fällt auf der andern Seite wieder annähernd symmetrisch ab. Man sagt dann, die Individuen einer Population gehorchen dem QUÉTELETschen Gesetz. Ihre Längenmaße z. B. gruppieren sich mehr oder weniger symmetrisch um ein

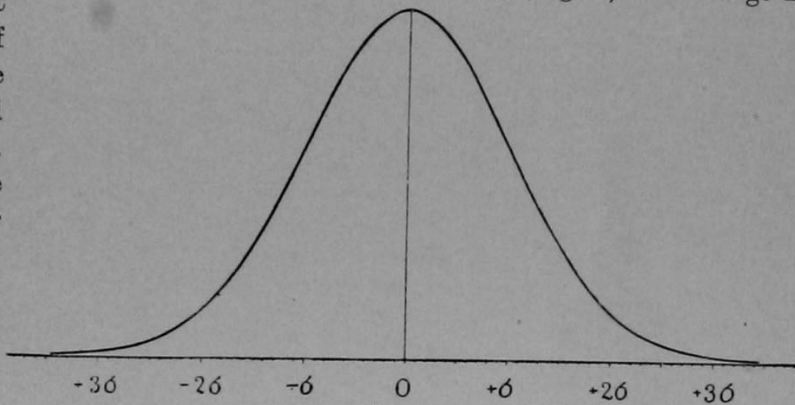


Fig. 5.

Die Binomialkurve, ideale Variationskurve, in der JOHANNSENSchen Form.

Mittelmaß, das oft auch durch die größte Anzahl von Individuen repräsentiert wird. Je mehr die Individuen nach der Plus- oder Minusrichtung von diesem Mittelwerte abweichen, um so geringer wird ihre Zahl. Seit QUÉTELET²⁾ war man gewohnt, eine Population, die dem QUÉTELETschen Gesetz gehorcht, als eine Ein-

¹⁾ Unter Binomialkurve (Fehlerkurve, reine Zufallskurve, Normalkurve, Fig. 5), versteht man eine Kurve, die man erhält, wenn man den Binomialausdruck $(a + b)^n$ mit $a = b = 1$ in die einzelnen Glieder entwickelt, über den als Variantenklassen betrachteten Gliedern die Frequenzordinaten konstruiert und ihre oberen Endpunkte miteinander verbindet. Ist n eine kleine Zahl, so erhält man ein Binomial-Polygon, wird n größer und größer (die Zahl der Klassen ist immer $n + 1$), so rücken bei gleicher Größe des Kurvenareals, bei gleicher Länge der Kurvenbasis, die Gipfelpunkte der aufeinanderfolgenden Ordinaten auf Zeichnungen, die auf einer Buchseite Platz finden, immer näher aneinander, schließlich so nahe, daß die sie verbindende Linie den Eindruck einer ausgeglichenen Kurve macht. Wir kommen im zweiten Hauptteil eingehend auf die Variationskurven zurück. Der noch gänzlich unorientierte Leser mag vorläufig versuchen, ein Binomialpolygon für die entwickelte Reihe des Binoms $(1 + 1)^8$ zu konstruieren, deren 9 Glieder (Variantenklassen) folgende Zahlen darstellen: 1 8 28 56 112 56 28 8 1.

²⁾ L. A. J. QUÉTELET, häufig mit Akzent „QUÉTELET“ geschrieben, belgischer Astronom, Mathematiker und Anthropometriker. Geb. 22. Februar 1796 zu Gent, gestorben 17. Februar 1874 in Brüssel. Sein hier in Betracht kommendes Hauptwerk ist die 1871 in Brüssel erschienene „Anthropométrie“. QUÉTELET suchte vor allem nachzuweisen, daß gewisse statistische Gesetzmäßigkeiten

heit zu betrachten, z. B. eine einheitliche Lokalvarietät oder geographische Rasse und den Mittelwert als für diese Einheit typisch anzusehen.

Nummer der Variantenklassen	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Klassenspierräume . . mm	7,5-8,5	8,5-9,5	9,5-10,5	10,5-11,5	11,5-12,5	12,5-13,5	13,5-14,5	14,5-15,5	15,5-16,5
Mitten der Spierräume . . mm	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Zahl der zu den einzelnen Klassen gehörenden Bohnen	1	2	23	108	167	106	33	7	1

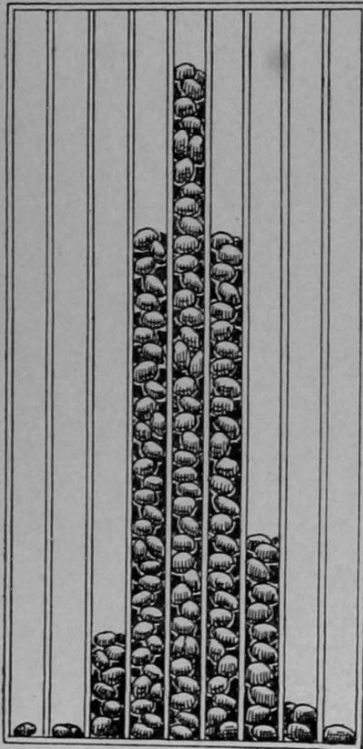


Fig. 6.

Variabilität der Länge einer gekauften Probe von 450 Bohnen. Nach DE VRIES. Erklärung im Text.

In sehr einfacher und demonstrativer Weise hat DE VRIES die Konstruktion eines Variationspolygons bzw. einer Variationskurve veranschaulicht. Er untersuchte eine Probe, eine „Population“ von 448 Bohnen auf deren Länge, indem er jede einzelne Bohne maß. Die kürzeste war 8 mm, die längste 16 mm lang. Nun teilte er einen Glasbehälter durch senkrechte Leisten in 9 Fächer ein (Fig. 6) und bestimmte jedes Fach zur Aufnahme der Bohnen einer Variantenklasse. Er teilte also das ganze Bohnenmaterial in 9 Längenklassen ein, mit einem Klassenspierraum von 1 mm und die Klassenmitten bei 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15 und 16 mm. Wieviele Bohnen zu jeder Klasse gehörten, gibt die vorstehende Tabelle an.

DE VRIES legte nun in jedes einer Variantenklasse entsprechende Fach (von links nach rechts Fach I—IX = Klasse I—IX) die zu der betreffenden Klasse gehörenden Bohnen: also in Fach (Klasse) I eine Bohne, die kleinste, in Fach II zwei Bohnen, in Fach V 167 Bohnen, in Fach IX eine Bohne, die längste usw. So entstanden in den 9 Fächern 9 sehr verschieden hohe Bohnensäulen, in der Weise, wie das in Fig. 6 dargestellt ist. Deckt man jede Säule oben mit einem horizontal liegenden Deckelchen zu, so erhält man die Figur eines sogenannten Treppenspolygons. Verbindet man die Mitten der Scheibchen der Fächer I bis X, so erhält man ein gewöhnliches eingipfliges Variationspolygon. Rundet man die Ecken und geraden Linien ab, so bekommt man eine Variationskurve und man überzeugt sich davon, daß sie sich in der Form der binomialen Normalkurve nähert. Dieses „natürliche“ Bohnenpolygon ist aber variationsstatistisch betrachtet, nicht ganz exakt, weil ja die Bohnen in den Fächern von links nach rechts länger und auch dicker, also größer werden und also mehr Platz einnehmen, als sie

lediglich nach ihrer Zahl beanspruchen dürfen. Die Bohnensäulen sind also von links nach rechts progressiv zu hoch. Dieser Fehler ist in der in Fig. 7 dargestellten Kurve korrigiert, in welcher die Höhe der für die einzelnen Klassen errichteten Ordinaten genau der Zahl, und nur dieser, für die belebte wie für die tote Natur, für die psychischen ebensogut wie für die physikalisch-chemischen Erscheinungen Gültigkeit haben.

der zu den betreffenden Klassen gehörenden Bohnen entspricht. Oben ist für jede Klasse eine Bohne in natürlicher Größe dargestellt.

Vielleicht nimmt sich der eine oder der andere noch ganz unbewanderte Leser die Zeit und es treibt ihn Neugierde, sich in der Konstruktion von Variationskurven zu üben, indem er sich totes Material verschafft. Er geht in eine Kiesgrube und scharrt aufs Geratewohl, ohne Auswahl eine Probe von feinerem Kies zusammen, eine „Population“ von vielleicht 1000 Steinchen, die er alle einzeln mit Bezug auf

ihren größten Durchmesser untersucht und in nicht zu enge und nicht zu zahlreiche Längenklassen, wie DE VRIES die Bohnen, einteilt.

Konstruiert er das Variationspolygon, so wird er höchst wahrscheinlich ein grossomodoein-

gipfliges und symmetrisches Polygon erhalten. Er wird ein solches Polygon voraussichtlich aber auch erhalten, wenn er sich eine Stelle der

Kiesgrube auswählt, wo größeres Material vorkommt, dem er

aufs Geratewohl eine größere „Population“

entnimmt und zu Hause variationsstatistisch auf die Länge der Steinchen untersucht. Das gibt zu denken. In allen diesen Fällen, bei den Bohnen wie bei den Steinchen wird der Statistiker geneigt sein, die Gipfelklasse mit der größten Frequenz, um die sich der Gewalthaufe der Population gruppiert, als für diese Probe oder Population charakteristisch, als für sie typisch zu betrachten. Das für diese Klasse charakteristische Maß wird sich dem Mittelmaß oder dem Durchschnittswert mehr oder weniger annähern.

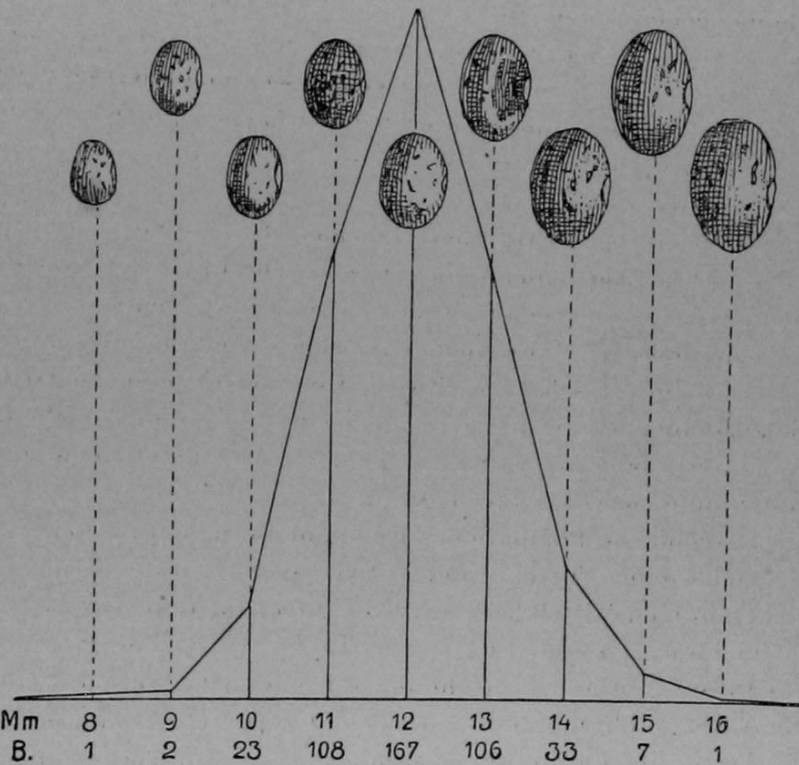


Fig. 7.

Korrigiertes Variationspolygon der in Fig. 6 dargestellten Bohnenprobe.

Nach DE VRIES. Erklärung im Text.

II. Populationen und reine Linien. Klonen. Phänotypus. Transgressive Modifikabilität und Variabilität.

JOHANNSEN, welcher das Samengewicht und die relative Länge der Samen von Bohnenbeständen und die „Schartigkeit“ bei Gerstenpopulationen untersuchte, gelangte nun zu dem einwandfreien Resultat, daß eine Population, welche

z. B. mit Bezug auf das Samengewicht eine sehr schöne eingipflige und symmetrische Variationskurve aufweist und so scheinbar einen einheitlichen Typus darstellt, in Wirklichkeit aus einem Gemenge verschiedener, aber wirklich einheitlicher, fester Typen bestehen kann, von denen jeder selbst wieder eine annähernd symmetrische, eingipflige Variationskurve aufweist. Zum zwingenden Nachweise dieser Tatsache benutzte er die Kultur sogenannter reiner Linien, die irgendeiner Generation angehörende Nachkommenschaft, oder eine ganze Folge von Nachkommengenerationen, die ausschließlich durch Selbstbefruchtung oder parthenogenetisch von einem reinrassigen, homozygoten Stammexemplar abstammen, bei denen also Typenvermischung, Vermischung von erblichen Charakteren, wie sie bei Fremdbefruchtung eintreten pflegt, in der Aszendenz bis zurück zum gemeinsamen Stammelter ausgeschlossen war.

(Neuerdings [1912] unterscheidet GEO. H. SHULL reine Linien und Klonen. Den Begriff der reinen Linien schränkt er ein auf eine ausschließlich auf dem Wege der Selbstbefruchtung entstandene Nachkommenschaft eines reinrassigen, also nicht hybriden, sondern homozygotischen Stammelters. Klonen [griechisch *κλών*, Zweig, Reis] nennt er solche Gruppen von Individuen, die ausschließlich auf ungeschlechtlichem Wege [durch Knospung, Teilung oder parthenogenetisch] aus einem reinrassigen Vorfahrenindividuum hervorgegangen sind.)

Irgendeine Population, welche mit Bezug auf das oder die in Frage stehenden Merkmale einen Typus repräsentiert, deren Glieder sich annähernd symmetrisch dicht um eine Mittelklasse stärkster Frequenz drängen, ist zunächst bloß ein Erscheinungs- oder Scheintypus, ein Phänotypus im Sinne JOHANNSENS. Diese Bezeichnung soll gar nichts präjudizieren. Sie soll zunächst nur sagen, daß die Individuen der Gruppe etwas Gemeinsames haben, daß sie „in bezug auf die in Frage kommenden Eigenschaften, die bei ihnen höchstens graduell verschieden sind, eine charakteristische, durchschnittliche Beschaffenheit“ besitzen, die wir als typisch bezeichnen. Sie bezieht sich nur auf die äußere, die rein persönliche Erscheinung. Es können Individuen zu einem und demselben Phänotypus gehören, die ganz verschiedene verborgene Anlagen besitzen, die erst bei den Nachkommen in die Erscheinung treten können und unter Umständen in gesetzmäßiger Weise treten müssen. Aber ebenso gut kann ein Phänotypus zugleich auch eine mit Bezug auf die erbliche Konstitution seiner Glieder durchaus einheitliche Formengruppe sein.

Wie nun ein Gemenge reiner, einheitlicher Linien, von denen eine jede eventuell einen besonderen Typus repräsentiert, eine scheinbar einheitliche Population, einen Phänotypus, bilden kann, wollen wir durch umstehende schematische Darstellung erläutern (Textfigur 8 A).

Die Glieder einer gegebenen Population, die in ihrer Gesamtheit einen Phänotypus mit binomialer Variantenverteilung darstellen, mögen in 41 Längenklassen eingeteilt werden, z. B. in Millimeter-Klassen, von denen die niederste beispielsweise durch die 60 Millimeter-Varianten, die höchste durch die 100 Millimeter-

Exemplare repräsentiert wird. Dann würde die 80 Millimeter-Klasse den Mittelwert des Phänotypus repräsentieren, zugleich den Gipfel der symmetrischen Kurve der scheinbar einheitlichen Gesamtpopulation. Die Skala der Längsklassen ist durch die Abtönung von hellgrau durch grau nach schwarz ausdrucksvoll hervorgehoben. Am hellen Ende finden sich die extremen Minusvarianten, am schwarzen die extremen Plusvarianten, im grauen Zentrum unter dem Gipfel

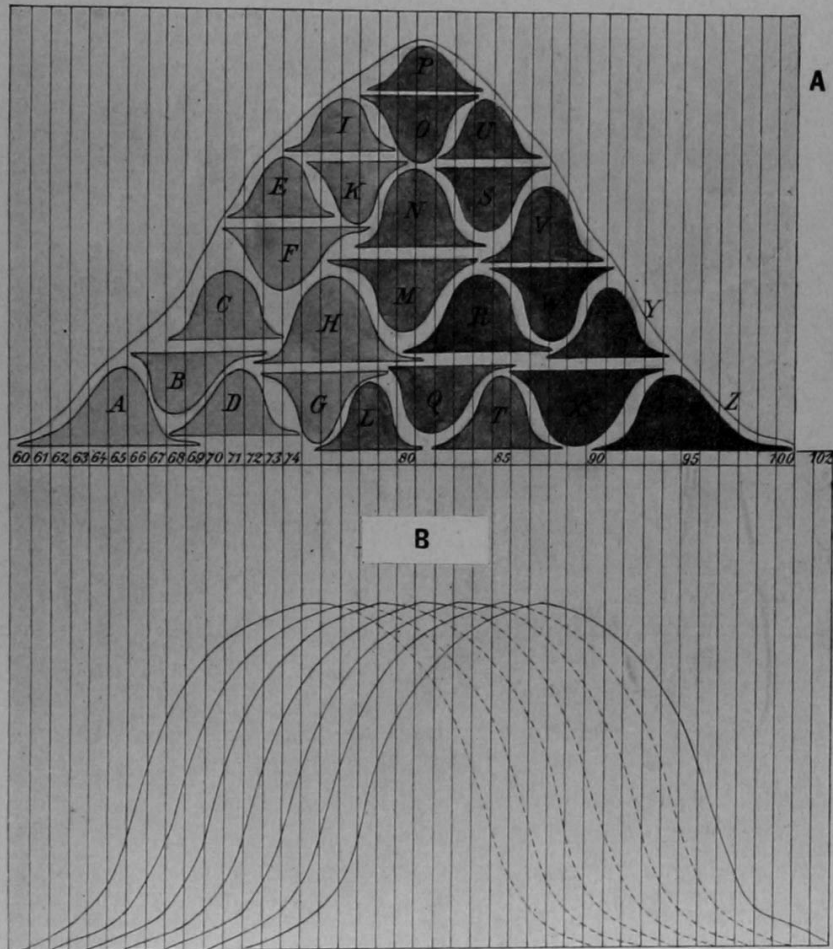


Fig. 8.

A. Population und reine Linien A—Z. Die Basis der Spezialkurven der letzteren ist aus leicht ersichtlichen Gründen ihrer räumlichen Gruppierung bald nach oben, bald nach unten gerichtet.

B. Supponierte Wirkung der Selektion. Verschiebung des Typus.

der mittelmäßige Gewalthaufen, an der hellen Ecke die Zwerge, an der schwarzen die Riesen.

Innerhalb der Hauptkurve sind nun die verschiedenen durch Zucht von reinen Linien experimentell aus der Gesamtpopulation isolierten, wirklichen konstanten reinen Individuengruppen mit ihren eingipfligen Variationskurven dargestellt. Diese Spezialkurven sind viel kleiner; ihre Höhe ist deshalb viel geringer, weil

viel weniger Individuen auf eine Längensklasse entfallen; ihre Basis viel kürzer, weil die Variationsbreite viel geringer ist als beim Kollektivphänotypus. Man sieht, es gibt sehr verschiedene Sorten von reinen Linien. Zwergtypen, Riesentypen, Mitteltypen und dazwischen alle Übergänge, $A-Z$, und man erkennt nun sofort, daß die eingipflige, symmetrische Generalkurve der Gesamtpopulation, des Schein- oder Phänotypus dadurch zustande kommt, daß in der Population diejenigen Linien weitaus die häufigsten sind, bei denen die durchschnittliche Länge sich dem mittleren Längentypus, dem grauen Typus, am meisten nähert, während nach der Plus- oder Minusseite die einzelnen reinen Linien immer spärlicher werden und schließlich verschwinden: d. h. es gibt nur ganz vereinzelte Zwerg- und ganz vereinzelte Riesenlinien.

Unsere schematische Darstellung orientiert uns noch leicht über andre in der experimentellen Vererbungsforschung eine wichtige Rolle spielende Verhältnisse. Man sieht, daß in dem vorliegenden, ideellen Falle die den reinen Linien, den Biotypen, entsprechenden, mit $A-Z$ bezeichneten Einzelkurven ineinandergreifen. Es kommt dadurch die weitverbreitete Erscheinung der sogenannten *transgressiven Variation* zum bildlichen Ausdruck. Die Plusvarianten der Zwerglinie A sind nicht kleiner als die Minusvarianten der etwas größeren Zwerglinie B ; ja, die extremen Plusvarianten der Zwerglinie A sind nicht kleiner als die extremen Minusvarianten der reinen Linien C und D . Ein 68 mm-Individuum könnte also zu 4 verschiedenen reinen Linien gehören; es könnte ein extremer Plusvariant des Biotypus A oder ein extremer Minusvariant des Biotypus D , eine geringe Abweichung vom Mittelwerte der Linie B oder eine starke Minusabweichung vom Mittelwerte der Linie C sein. Zu welchem von den 4 Elementartypen ein solches 68 mm-Exemplar wirklich gehört, läßt sich durch noch so genaue bloße Inspektion nicht entscheiden. Hier hilft nur das Zuchtexperiment. Ich züchte jedes 68 mm-Exemplar für sich und vermehre es durch Selbstbefruchtung. Dann erzeugt ein 68 mm-Exemplar, das ein extremer Plusvariant der reinen Linie A mit dem Mittelwerte 65 ist, eine Nachkommenschaft, die mit Bezug auf die Länge den typischen Mittelwert 65 der Linie aufweist. Gehört aber das zur Zucht gewählte 68 mm-Exemplar der Linie D mit dem Mittelwert 71 an, so werden seine Nachkommen sich wieder typisch um diesen Mittelwert gruppieren. Das heißt die Nachkommen auch der extremsten Plus- oder Minusvarianten einer reinen Linie schlagen im Mittel vollständig zum Typus der Linie zurück.

Seitdem unsere graphisch-schematische Darstellung der Beziehungen zwischen phänotypischer Population und reinen Linien veröffentlicht wurde, ist sie vielfach, unverändert oder modifiziert, reproduziert worden. Es sind aber auch neue Darstellungsversuche gemacht worden, von denen ich zwei, wegen ihrer großen Anschaulichkeit, anführen und kurz erläutern will. Denn es handelt sich um sehr wichtige Dinge von grundlegender Bedeutung, und es liegt mir daran, auch dem Lehrer seine Aufgabe zu erleichtern. In den Figuren 9 A und B ist die Darstellung wiedergegeben, welche JOHANNSEN selbst kürzlich (1911) veröffentlicht hat. Die Figg. 9 A, $a b c d$ und e , geben die Bilder von 5 reinen Linien von Bohnen, die JOHANNSEN selbst aus einer Bohnenpopulation gezogen hat. Innerhalb einer jeden reinen Linie sind die Bohnen nach ihrer Länge in Klassen mit einem Spielraum von 0,5 mm geordnet und, analog dem DE VRIESschen Verfahren in umgestülpten Reagenzgläsern montiert, links die kürzesten, rechts die längsten. Die Störung der Verteilungsform durch die nach

rechts zunehmende Größe der Bohnen ist korrigiert; die Höhe der Bohnensäule in jedem Glase entspricht der betreffenden Anzahl. Die gleichwertigen Klassen der verschiedenen Linien sind senkrecht übereinander gestellt. Fig. 9 B (unten) zeigt die Population, welche man erhält, wenn man alle 5 reinen Linien addiert. Die ganze Variationsweise in der Population und innerhalb der reinen Linien stimmt überein. Es ist unmöglich, durch bloße Betrachtung und Beobachtung ohne Züchtungsexperimente zu entscheiden, welche von den sechs Serien eine gemischte Population ist und welche von den sechs Proben einheitliche Linien sind. Man beachte auch die transgressive Variabilität.

Im Anschluß an Vorlesungen, die ich an den Züricher Hochschulen über Vererbung gehalten habe, hat Herr Dr. S. TSCHULOK ein Modell konstruiert, welches in einfacher und zugleich sinnreicher Weise die Beziehungen zwischen fluktuierender, nicht erblicher Modifikation (Somation) innerhalb reiner Linien und erblicher Variation (Mutation) veranschaulicht (Fig. 10). Auf einem Brett sind parallele Rinnen, I bis XII, angebracht. Auf jeder Rinne ist die Modifikabilitätsstrecke einer reinen Linie eingetragen (z. B. 1, 5, 9, 12). Die reinen Linien zeigen von oben nach unten (hellgrau bis schwarz) eine Zunahme des Mittelwertes eines quantitativ bestimmbaren Merkmals z. B. der Länge. Die oberste Linie ist durch den kleinsten, die unterste durch den größten Mittelwert ihrer Mitglieder, bei gleicher Modifikationsbreite aller einzelnen Linien, ausgezeichnet. Innerhalb einer jeden Linie (Strecke) zeigt sich ebenfalls eine gewisse Modifikabilität von dem (helleren) Minusende links zu dem (dunkleren) Plusende rechts. Die einzelnen von oben nach unten in ihrem Mittelwert zunehmenden reinen Linien zeigen transgressive Modifikabilität. Die Modifikabilität innerhalb einer reinen Linie wird durch eine Glaskugel demonstriert, welche nach rechts rollt, wenn sich das Brett aus der horizontalen Lage nach rechts neigt und umgekehrt (äußerer Einfluß). Die Kugel bleibt aber innerhalb derselben Rinne. Durch einen andern äußern Einfluß (Stoß schief von unten) wird aber die Kugel aus ihrem normalen Geleise gebracht. Sie wird etwas emporgeschleudert und fällt in eine benachbarte Rinne (ruckweise, diskontinuierliche Variation, Mutation), in welcher sie je nach dem verschiedenartigen Sichneigen des Brettes solange nach links oder rechts zu rollen fortfahren wird, bis eine erneute Erschütterung sie zu einem Sprunge aus einer Variationsklasse in eine neue höhere oder niedrigere Variations- (Mutations)- Klasse veranlassen wird.

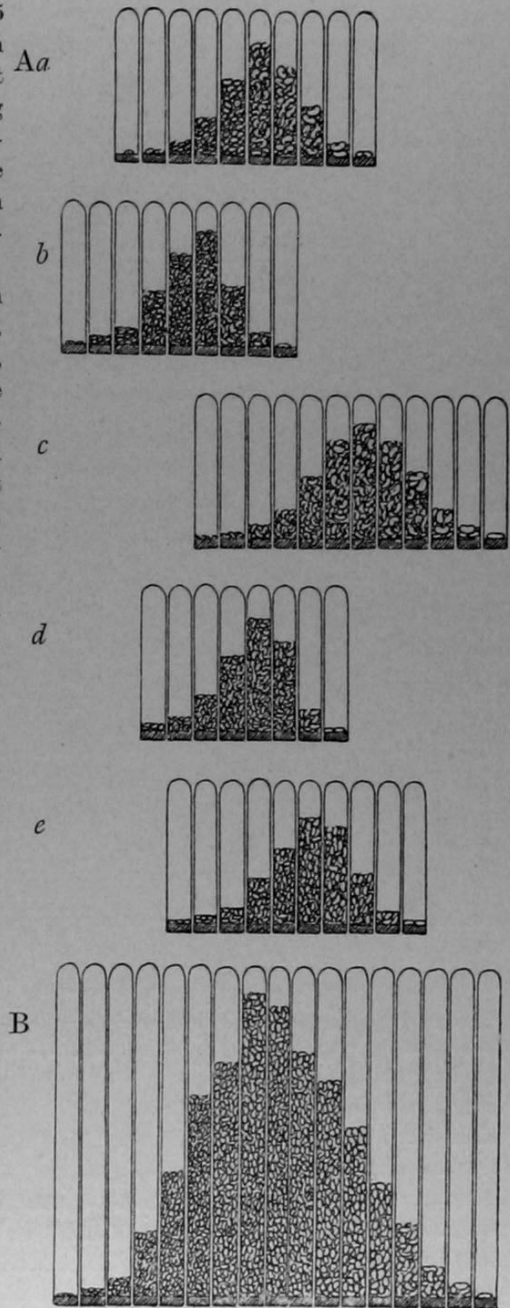


Fig. 9 A und B.
Darstellung der Beziehungen zwischen Population und reinen Linien, nach JOHANNSEN.

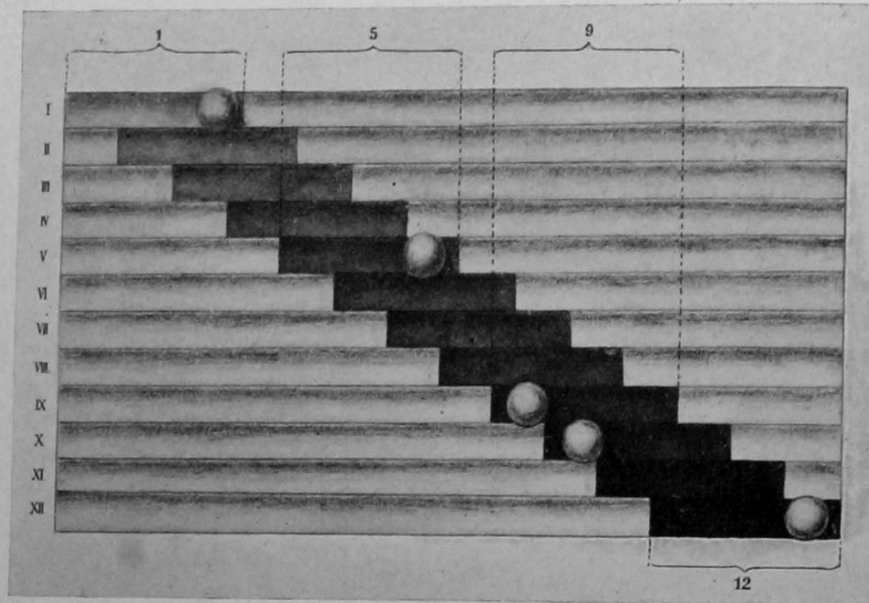


Fig. 10.

Das TSCHULOWSKES Modell zur Demonstration des Unterschiedes zwischen quantitativer, fluktuierender Modifikabilität und quantitativer, diskontinuierlicher, erblicher Variabilität (Mutabilität). Erklärung im Text.

III. Das Galtionsche Rückschlags- oder Regressionsgesetz. Unzulänglichkeit der ausschließlich biometrischen (statistischen) Methode.

In der biometrischen Forschung ist viel von dem GALTIONSCHEN¹⁾ R ü c k -
s c h l a g s - o d e r R e g r e s s i o n s g e s e t z die Rede, welches besagt, daß

¹⁾ SIR FRANCIS GALTON (Fig. 11), geb. 16. Februar 1822 in Birmingham, gest. 17. Januar 1911 in Grayshott House, Haslemere, lebte seit 1853 in London. Mütterlicherseits Enkel des Dichters und Naturforschers ERASMUS DARWIN, Vetter von CHARLES DARWIN. Studierte Medizin und Mathematik. Einer der hervorragendsten englischen Biologen der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts. Forschungsreisender, Anthropologe, Psychologe, Biometriker, Vererbungstheoretiker, Meteorologe. Von ihm läßt sich sagen, was nur für wenige gilt, daß seine Gründlichkeit und Originalität durch seine Vielseitigkeit nur noch vermehrt wurde. In weiteren Kreisen wurde er am meisten bekannt durch die praktische Ausarbeitung der Fingerabdruckmethode zum Zwecke des Identitätsnachweises. Seit Anfang der 60er Jahre wandte er sich der Erforschung von Vererbungsgesetzen zu, wobei er sich immer ausschließlicher mathematisch-statistischer Methoden bediente. Er erfand die Korrelationstabelle (1886) und zeigte eine Methode zur Berechnung des Korrelationskoeffizienten. Er muß als der Begründer der modernen Biometrik gelten, in welcher Wissenschaft seit anderthalb Dezennien sein Mitarbeiter PEARSON die Führung übernommen hat. 1875 suchte er DARWINS Pangenesis-Hypothese durch eine neue Vererbungstheorie zu verbessern und teilweise zu ersetzen, welche schon manche Grundgedanken der WEISMANNschen Lehre enthält. Sein Ideal war die praktische Verwertung der Ergebnisse der Vererbungswissenschaft für die körperliche und geistige Verbesserung des Menschengeschlechts, wofür er den Namen „E u g e n e t i k“ prägte. Er hinterließ ein Legat von 45 000 £ für die Gründung eines Lehrstuhles für Eugenetik an der Universität London, auf den seinen Wunsche gemäß PEARSON berufen wurde. Von GALTON wird in diesem Werke vielfach die Rede sein.

die Nachkommen der Plus- oder Minusvarianten nach derselben Richtung vom Typus abweichen wie die Eltern, nur in geringerem Grade. Es ist leicht ersichtlich, daß dieses Gesetz für eine gemischte Population, für einen Phänotypus zutrifft, nicht aber für reine Linien. In reinen Linien ist der Rückschlag sofort ein totaler. Solche Widersprüche zwischen den Resultaten der biometrischen und der experimentell-biologischen Forschung treten auf der ganzen Linie zutage. Die nur biometrische Forschung arbeitet fast immer mit unreinem Material, sie berücksichtigt nur die äußeren Erscheinungen und nicht die inneren Vererbungsfaktoren, die den Erscheinungen zugrunde liegen. Für sie ist es beispielsweise gleichgültig, ob ein 68 mm-Individuum zur reinen Linie *A* oder *B* oder *C* oder *D* gehört (Fig. 8 a), und sie wäre überhaupt nie imstande gewesen, den fundamental wichtigen Nachweis der Existenz solcher reinen Linien zu erbringen und zu zeigen, daß eine scheinbar einheitliche Rasse in Wirklichkeit eine Mischrasse sein kann. Die biometrischen Methoden sind gewiß von größter praktischer Wichtigkeit, z. B. für das Versicherungswesen; gewiß geben sie auch Fingerzeige für die Lösung von biologischen, selbst von Vererbungsproblemen, sie stellen auch Probleme, aber sie

lösen sie nicht. In der Vererbungsforschung sind sie nicht imstande, biologische Gesetzmäßigkeiten aufzudecken. Ihre Hauptaufgabe und Bedeutung liegt vorzugsweise in der Anleitung zum exakten Bestimmen und Beschreiben namentlich qualitativer Merkmale, in der Ermöglichung einer objektiven, genauen und bündigen Zusammenfassung der Ergebnisse experimenteller Forschung und in

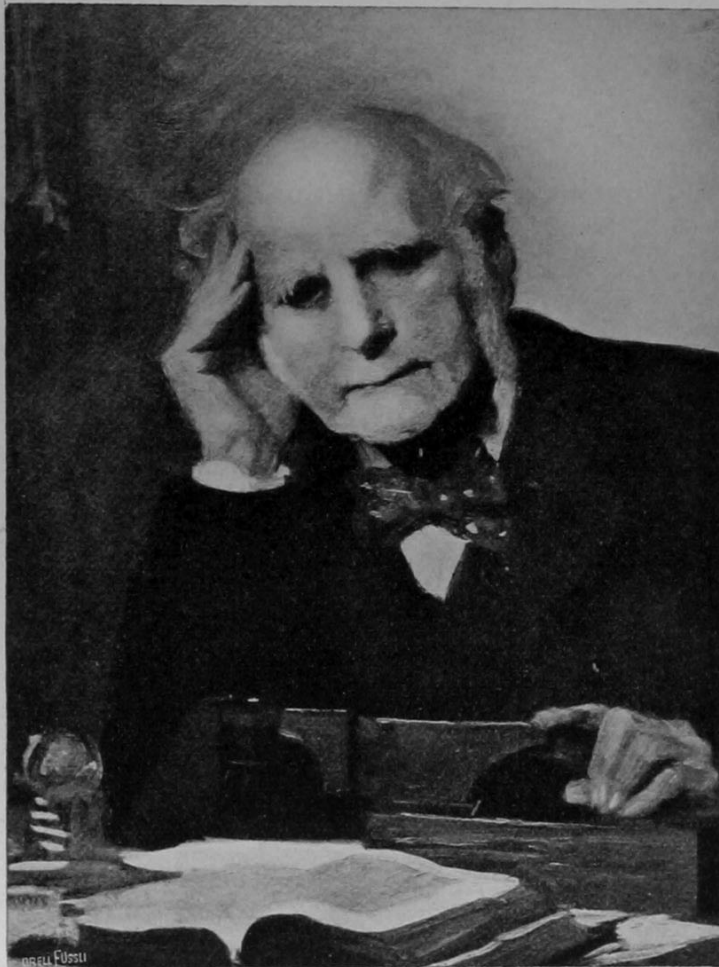


Fig. 11.
SIR FRANCIS GALTON.

der Ermittlung mathematischer Methoden zur Feststellung der geringeren oder größeren Sicherheit und Zuverlässigkeit der Untersuchungen und der aus ihnen abgeleiteten Schlußfolgerungen. Nach diesen Richtungen ist die Biometrik für die Biologie von unschätzbarem Werte und wird es erst recht in der Zukunft sein, wenn sich die Experimentatoren mehr daran gewöhnen werden, sich ihrer Methoden zur Kontrolle ihrer wissenschaftlichen Arbeit zu bedienen.

IV. Züchtungsmethoden.

Unsere schematisch-graphischen Darstellungen der Beziehungen zwischen Populationen und reinen Linien sind auch schon geeignet, die Bedeutung eines experimentellen Prinzips zu illustrieren, dem besonders die moderne MENDELSche Erblchkeitsforschung den größten Teil ihrer exakten Resultate verdankt, der Methode der Reinkultur, der individuellen Stammbaumzucht, oder, wie das die Pflanzenzüchter vielfach nennen, dem VILMORINSchen Prinzip¹⁾, dem Prinzip der individuellen Nachkommenbeurteilung (JOHANNSEN).

Ganz exakte Resultate erhält man aber auch mit der Methode der individuellen Stammbaumzucht nur dann, wenn man mit Gliedern reiner Linien arbeiten kann, die sich nur bei Organismen leicht züchten lassen, denen die Fähigkeit der normalen oder fakultativen Selbstbefruchtung bzw. der normalen oder fakultativen Parthenogenese zukommt. Solche Formen finden sich sehr zahlreich in der Pflanzenwelt. Im Tierreich ist die Auswahl eine sehr beschränkte. Bei den meisten Tieren ist die Fremdbefruchtung aus äußeren oder inneren Gründen obligatorisch. Um aber reine Resultate bei Vererbungsuntersuchungen zu erhalten, muß, wie in den physikalisch-chemischen Wissenschaften, das Ausgangsmaterial, müssen die Reagentien rein sein. In der Erblchkeitsforschung ist bei obligatorischen Fremdbefruchtern die Kreuzungsanalyse die einzige genaue Forschungsmethode, die in Anwendung gebracht werden kann. Bevor aber der Experimentator sicher ist, daß das Ausgangsmaterial, das er für seine Kreuzungsexperimente benutzt, einen Typus rein repräsentiert, sind vor Beginn der eigentlichen Untersuchung meist sehr umständliche Kontrollversuche notwendig, die unter Umständen, besonders bei Tieren, jahrelange Züchtungsexperimente voraussetzen. (Man vergleiche hinsichtlich der fast unüberwindlichen Schwierigkeiten, die sich einwandfreien Kreuzungsanalysen entgegenstellen können, im speziellen Teil das über meine eigenen Untersuchungen mit Schnecken Mitgeteilte.) Schon die Vor-

¹⁾ LOUIS LEVÉQUE DE VILMORIN, hervorragender französischer Pflanzenzüchter und Botaniker, geb. 1816, gest. 1860. Er ist unter anderem auch dadurch bekannt geworden, daß es ihm gelungen ist, durch Selektion bei Individualzucht aus der gemeinen wilden Mohrrübe *Daucus carota* in wenigen Generationen eine der kultivierten gelben Rübe (Möhre, Karotte) in der Fleischigkeit und Saftigkeit der Wurzel ebenbürtige Gemüsepflanze zu züchten. Siehe seine Abhandlung „Notices sur l'amélioration des plantes par le semis.“ 2. édition. 1886. Was das „VILMORINSche Prinzip“ anbelangt, so sagte VILMORIN 1856 (C. R. Ac. Sc. Paris. 2. sem. p. 871, note) in genauer Übersetzung: „Es ist nötig, von jeder Pflanze die Samen gesondert zu ernten. Auf diesem Wege bin ich dazu gelangt, für meine sämtlichen Pflanzen ein genaues Zivilstandsregister, eine vollkommen zuverlässige Genealogie vom Beginn der experimentellen Untersuchung an zu besitzen. Diese etwas minutiöse Methode . . . ist die einzige, welche einen klaren Einblick in die Erscheinungen der Vererbung gestattet.“

untersuchung der Rassenreinheit erfordert strenge Individualzucht, meist verbunden mit fortgesetzter Inzucht oder gar Inzestzucht¹⁾, und diese streng individuelle Stammbaumzucht ist dann ebenso unerläßlich, wenn man zur eigentlichen kreuzungsanalytischen Untersuchung schreitet. Die Merkmale, die auf ihre Erblichkeitsverhältnisse geprüft werden sollen, müssen bei jedem Kreuzling ganz genau bekannt sein. Tadellos ist eine Kreuzungsanalyse sogar erst dann, wenn auch die Variabilität bzw. Modifikabilität des Merkmals genau untersucht ist. Von jedem Kreuzungsprodukt muß Vater und Mutter unter Ausschluß eines jeden Zweifels bekannt sein, und je weiter diese genaue Kenntnis des Stammbaums — wobei natürlich die weibliche Aszendenz die gleiche Bedeutung wie die männliche hat — zurückreicht, um so leichter wird ein sicheres Urteil möglich sein. Dabei soll der Stammbaum der Individuen im wesentlichen nur die Unterlage für die Hauptsache, den Stammbaum der scharf definierten Merkmale, noch genauer ihrer Anlagen, sein. Wenn es das Material und die Verhältnisse irgendwie erlauben, sollten sämtliche Objekte einer Stammbaumzucht in tadellosem Zustande aufbewahrt werden, damit jederzeit eine nachträgliche Revision und Kontrolle möglich ist. Denn es kommt ja häufig genug vor, daß Dinge, denen anfänglich keine Bedeutung beigemessen wurde oder die übersehen oder nicht beachtet wurden, mit der fortschreitenden Forschung von großer Wichtigkeit werden.

Der Gegensatz zur individuellen Stammbaumzucht ist die Massenzucht, die Ramschkultur, die Züchtung in Bausch und Bogen.

Wie die Statistik, so liefert auch das Ramschverfahren, obschon es keine wissenschaftlich exakte Methode darstellt, ganz gewiß sehr oft große praktische Resultate, gibt Fingerzeige und stellt Rätselfragen. Ich erinnere nur an die großartigen Züchtungserfolge des berühmten kalifornischen Pflanzenzüchters LUTHER BURBANK, der sich dieser Methode bedient. Die Erfolge dieses Verfahrens sind wohl vornehmlich zwei Faktoren zuzuschreiben. Einmal ist die Wahrscheinlichkeit bei Massenzucht größer, daß wirklich neue, erbliche Merkmale (Mutationen) auftreten und zweitens ist die Wahrscheinlichkeit größer, daß seltene Kombinationen von erblichen Merkmalen unter dem Riesenmaterial erscheinen. Dies wird ohne weiteres klar, wenn man bedenkt, daß unter den 16 384 innerlich und 128 äußerlich verschiedenen Kombinationen, die unter den Nachkommen der zweiten Generation eines Elternpaares vorkommen können, das sich nur durch 7 Paare selbständiger, erbeinheitlicher Merkmale unterscheidet, nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung von 16 384 Individuen durchschnittlich nur eines die seltenste Kombination, die homozygotische Vereinigung aller rezessiven Merkmale aufweist.

Die nachfolgende Überlegung ist wohl nützlich, um den verschiedenen wissenschaftlichen Erfolg einerseits der Methode der individuellen Stammbaumzucht (z. B. sorgfältig getrennte Aussaat der Samen einer bestimmten Mutterpflanze auf einer separaten Parzelle) und derjenigen der Massenkulturen zu demonstrieren. Nehmen wir an, wir würden, um bei dem in der schematisch-

¹⁾ Unter Inzestzucht verstehen die Züchter die Paarung zwischen nächsten Blutsverwandten: zwischen Geschwistern oder Eltern und Kindern.

graphischen Darstellung der Fig. 8 A S. 17 angenommenen Falle zu bleiben, um die Erbliehkeitsverhältnisse der Längenvarianten zu studieren, aus unsrer Population eine kleine Kollektion der längsten Exemplare herauszusuchen, — sie werden dem dunkeln Gebiete unseres Variationsbildes angehören — und diese Kollektion promiscue weiterzuchten, so wird es offenbar schwierig, wenn nicht unmöglich sein, auch bei Weiterführung der Zucht durch mehrere Generationen hindurch, zur Entdeckung der Existenz der verschiedenen festen Typen *R*, *S*, *T*, *U*, *V*, *W*, *X* usw. zu gelangen. Züchte ich jedes Exemplar für sich unter Ausschluß der Fremdbefruchtung und halte ich die Nachkommen eines Exemplares immer scharf von den Nachkommen anderer Exemplare auseinander, so müssen schon die Zuchtergebnisse der zweiten Generation die Existenz fester Biotypen mit geringer Modifikabilität verraten

V. Die Wirkung der Selektion in gemischten Populationen und in reinen Linien.

Die ausgedehnten JOHANNSENSCHEN Zuchtexperimente sind auch von größter Bedeutung für eine scharfe Auffassung von der Wirkung fortgesetzter Selektion. Wählen wir beispielsweise in unsrer Bohnen-Population stets nur die langen und längsten Exemplare, also aus dem dunkeln Gebiete des Variationsfeldes aus, so erkennen wir in der ersten Generation eine überaus starke Wirkung der Selektion. Es finden sich z. B. keine Exemplare mehr unter 80 mm bei den Nachkommen. In der zweiten Generation ist die Wirkung fortgesetzter Selektion schon weniger auffällig; wir finden z. B. keine Exemplare mehr unter 87 mm. In der dritten Generation haben wir nur noch 90—100 mm-Exemplare, und die Wirkung der Selektion hört jetzt ganz auf. Es gelingt mir aber überhaupt nicht, Exemplare zu züchten, die über 100 mm lang sind. Was ist nun bei meinen Selektionsversuchen vor sich gegangen? Ich habe ganz zweifellos schließlich durch fortgesetzte Selektion die extremste reine Linie *Z* isoliert. Das aber ist ein fester Typus, bei Zucht seiner Plus- oder Minusvarianten, besser Modifikanten, erfolgt totaler Rückschlag zum Typus. Innerhalb der reinen Linie ist die Selektion machtlos. Sie produziert nichts Neues. Der Typus verschiebt sich nicht in das ultraschwarze Gebiet hinein. Zusammenfassung: In einer unreinen Population, einem Phänotypus, bewirkt fortgesetzte Selektion eine Verschiebung des Mittelwertes in der Selektionsrichtung bis zur äußersten Variationsgrenze der Ausgangspopulation und nicht weiter. Es wird dabei der extremste feste Biotypus isoliert. Innerhalb des Biotypus ist die Selektion machtlos. Hier rufen wechselnde Umweltbedingungen nur nichterbliche Modifikationen hervor, die sich innerhalb des Typus nur solange manifestieren, als die bewirkenden Umweltbedingungen andauern.

Die Untersuchungsergebnisse JOHANNSENS über Populationen und reine Linien sind 1907 von meiner Schülerin ELISE HANEL (Vererbung der Tentakelzahl bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von *Hydra*), 1908 von JENNINGS für die Körpergröße und andere Merkmale in „Klonen“ von *Paramecium* und seitdem auch von WOLTERECK für Daphniden im wesentlichen bestätigt worden. Auch die neuesten Untersuchungsergebnisse von PEARL über die Eierproduktion bei Hühnern sind wohl von

ähnlichen Gesichtspunkten aus zu deuten. Das Nähere über diese Untersuchungen findet der Leser im speziellen Teil. Die Resultate von E. HANEL sind z. T. anders gedeutet, z. T. in ihrer Begründung beanstandet worden.

VI. Genotypische Konstitution. Die Gene oder Faktoren. Genotypus und Biotypus. Erbformeln.

Nennen wir die Faktoren, das „Etwas“, was in den Gameten vorhanden ist, welches bei der Entwicklung und Gestaltung den Biotypus bestimmt, mit JOHANNSEN seine *genotypische Grundlage*, so konstatieren wir, daß Selektion, soweit die experimentelle Erfahrung reicht, durch noch so viele Generationen fortgesetzt, die genotypische Grundlage nicht verändert. Dies widerspricht einer weitverbreiteten Ansicht von der schöpferischen Wirkung der Selektion, nach welcher die Selektion nicht nur den Mittelwert eines Typus, sondern bei gleichbleibender Variationsbreite die Plus- und Minusendpunkte der Variationsabszisse fortdauernd in der Selektionsrichtung zu verschieben vermag (Fig. 8 B, S. 17), so daß unsre Kurve immer tiefer in das ultraschwarze Gebiet hineingeraten würde¹⁾.

Die *genotypische Konstitution* charakterisiert, sie bestimmt den *Genotypus*, ist mit ihm identisch. Als einen *Biotypus* bezeichnen wir eine Gruppe von Pflanzen- oder Tierindividuen, welche die nämliche *genotypische Konstitution* haben.

Die moderne, auf MENDEL zurückgehende, kreuzungsanalytische Forschung hat nachgewiesen, daß die genotypische Konstitution, soweit sie nachweisbar ist, auf dem Vorhandensein in den Keimzellen, und zwar wahrscheinlich ausschließlich oder ganz vorwiegend in den Chromosomen der Keimzellen, von erbeinheitlichen, separaten, autonomen Anlagen, Genen oder Faktoren beruht, welche sich bei der Befruchtung frei kombinieren und deren Zahl sich bei der Gametenbildung wieder in gesetzmäßiger Weise reduziert (welche „spalten“). Für die erkannten Gene oder Faktoren werden Symbole (Buchstaben) eingeführt, und die erkannte genotypische Konstitution kann demgemäß in ähnlicher Weise durch eine „Erbformel“ oder „genotypische Differentialformel“ ausgedrückt werden, wie die chemische Konstitution eines Körpers durch eine chemische Formel. Der *Genotypus* ist also durch eine bestimmte *Erbformel* charakterisiert. Ein *Biotypus* ist eine Gruppe von Individuen, welche die nämliche *Erbformel* haben. Eine Hauptaufgabe der heutigen experimentellen Erbllichkeitsforschung ist die, für die erblichen Unterschiede zwischen den Organismen die Erbformeln festzustellen.

JOHANNSEN hat nun, allerdings selten, auch bei seinen reinen Linien das unvermittelte Auftreten genotypischer Veränderungen nachweisen können. Das

¹⁾ Dies war doch wohl die bei den Biologen, vielleicht mit Ausnahme von WEISMANN und seiner Schule ganz allgemein verbreitete Auffassung, vielleicht auch die von DARWIN selbst. Das Rätselhafte, ja Mystische, das darin liegt, daß bloße Selektion Neues produzieren könne, während sie doch bloß schon Vorhandenes siebt, kam nur wenigen zum vollen Bewußtsein. Doch darf nicht vergessen werden, daß eine scharfe Unterscheidung zwischen erblichen und nicht erblichen Merkmalen fehlte.

sind nun eben erbliche Variationen, sogenannte Mutationen. Es kann also beispielsweise im ultraschwarzen Bezirk ein neuer 102 mm-Biotypus auftreten. Selektion kann diesen Typus aus der bereicherten Population isolieren; sie hat ihn aber nicht geschaffen.

VII. Weiteres über die Modifizierbarkeit.

Zum Begriff der Erbllichkeit. Genotypische Konstitution und Reaktionsfähigkeit bzw. Reaktionsnorm.

Jeder Biotypus hat, so können wir vorläufig annehmen, seine eigene Variationskurve und seinen Mittelwert. Die Plus- und Minusabweichungen vom Mittelwert sind nun nachgewiesenermaßen nicht erbliche Rassen-Variationen, sondern unbeständige, rein persönliche Modifikationen oder Somationen. Sie werden bedingt durch die Gesamtheit der äußeren Einwirkungen, der Umweltbedingungen, durch den Einfluß der Lebenslage auf den sich entwickelnden Organismus. Eine genaue Analyse solcher Modifikationen zeigt, daß unter gewissen Umständen Selektion auch innerhalb reiner Linien von einem gewissen Erfolg begleitet und von einer gewissen praktischen Bedeutung sein kann. Wenn z. B. ein gut ernährtes Exemplar eines Pflanzenbiotypus sich durch hohes Samengewicht als eine Plusmodifikante ausweist, und das Samengewicht der Ausdruck einer reichlichen Menge von Reservenahrungsstoff ist, so wird die bloße Selektion schon einigen Erfolg haben. Denn ceteris paribus ist der aus dem üppigen schweren Samen sich entwickelnde Keimling von Anfang an gegenüber Konkurrenten im Vorsprung, er kann sich von Anfang an breit machen und hat größere Aussicht, selbst wieder zu einer kräftigen Pflanze auszuwachsen und selbst wieder besser ernährte Samen zu liefern, als der Keimling aus einem leichteren Samen. Die genotypische Grundlage bleibt dadurch völlig unberührt. Es handelt sich nicht um Vererbung, sondern um Nachwirkung, Nachklingen (Apechese). Die Verwechslung beider erzeugt fortwährend große Konfusion.

Die äußeren Faktoren können gleichmäßig auf einen Bestand von Organismen einwirken und alle Individuen gleichsinnig beeinflussen. Ist die Gleichmäßigkeit eine zeitliche, so wird z. B. der Habitus der Ernte, der Charakter eines Jahrganges bestimmt, ist sie eine örtliche, so prägt sich eine Lokalform, eine Standortmodifikation aus, die, solange die örtlichen Verhältnisse konstant bleiben, was ja gewöhnlich mehr oder weniger der Fall ist, ebenfalls konstant bleibt und dadurch Erbllichkeit vortäuscht. Kehren etwa wieder frühere Verhältnisse zurück, so entsteht wieder die frühere Lokalform unter Erscheinungen der Nachwirkung. Man spricht dann häufig von Atavismus, wo es sich nur um eine ganz bestimmte genotypisch normierte Reaktion auf äußere Einflüsse handelt. Als Beispiel erwähnen wir einen der von C. BONNIER (1895) studierten Fälle der experimentellen Erzeugung von sogenannten Standortvarietäten. Er bezieht sich auf den gemeinen Löwenzahn, *Taraxacum officinale* (*T. dens leonis*). BONNIER kultivierte Teilstücke (Setzlinge) desselben Pflanzenindividuums, die einen in der Umgebung von Paris (Höhe über dem Meer 26—128 m), die andern teils auf der Aiguille de la Tour (Montblanc-Kette, in einer Höhe von 2300—2400 m), teils auf der Arbizon-

Kette (Pyrenäen, Höhe 1800—2400 m). Fig. 12 M' stellt ein Exemplar der Gebirgsform in $\frac{3}{4}$ natürlicher Größe dar, Fig. 12 M dasselbe Exemplar stärker verkleinert, Fig. 12 P die Pariser Mutter-Pflanze (in derselben Verkleinerung wie Fig. 12 M), von der M als Setzling abgeschnitten worden war. Die Bergform zeichnet sich durch viel geringere Größe, dickere und weniger tief eingeschnitten gezähnte, dunkler grüne Blätter und stärkere Ausbildung der Wurzel aus. Auch in der innern Blattstruktur unterscheiden sich Hochgebirgs- und Talform.

Die Modifikabilität von Biotypen mit identischem Mittelwert kann recht verschieden sein. Die Unterschiede beruhen dann auf einer Verschiedenheit der genotypischen Grundlage. Zwei Pflanzen, A und B, von demselben Mittelwert des Samengewichtes können sich dadurch unterscheiden, daß die eine A auf bessere oder schlechtere Ernährung weniger reagiert als die andere B, *Taraxacum dens leonis*, nach BONNIER, P in der Ebene und M im Gebirge.

welche bei guter Ernährung schwerere, bei schlechter Ernährung leichtere Samen liefert als A. Es ist klar, daß der Züchter durch sorgfältige Auslese und rationelle Ernährungspflege, durch Kultur der Sorte mit dem größeren Reaktionsauschlag mehr erreicht als mit der andern. Es ist aber auch klar, daß er vorher den betreffenden Biotypus

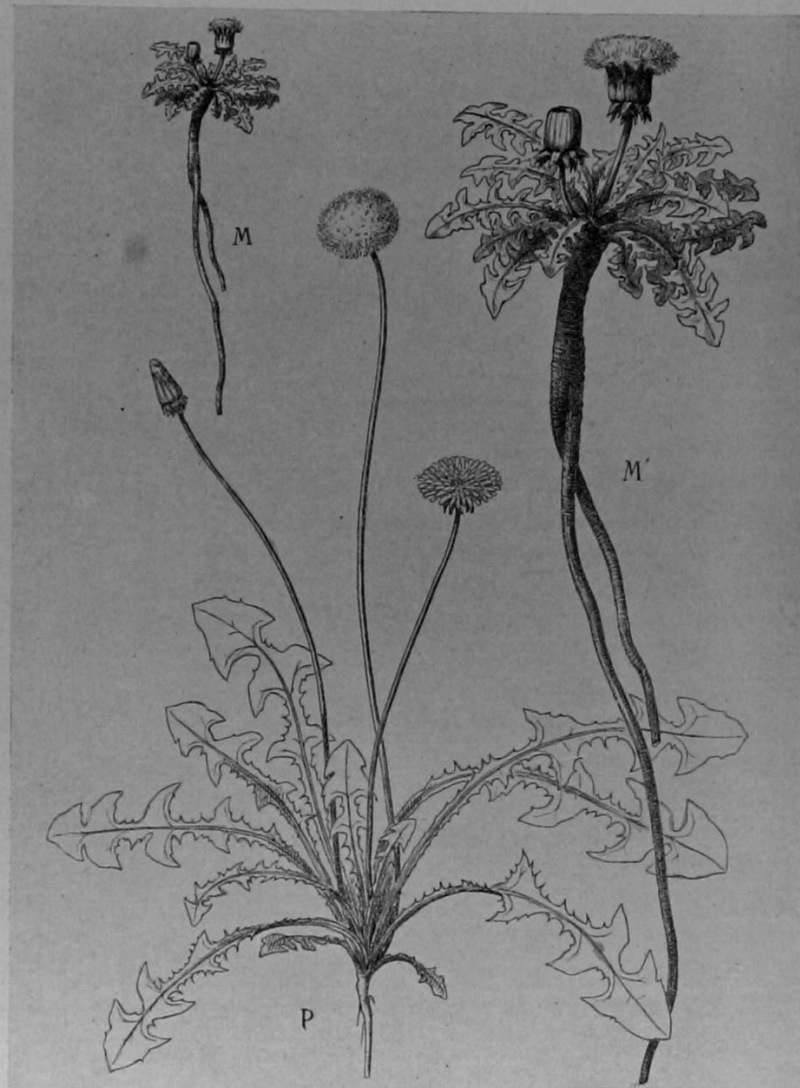


Fig. 12.

Fig. 12. *Taraxacum dens leonis*, nach BONNIER, P in der Ebene und M im Gebirge.

B, der sich unter gewöhnlichen Verhältnissen von *A* nicht unterscheiden läßt, reinzüchten muß.

Die noch so genaue variationsstatistische Untersuchung z. B. eines Freiland-Biotypus gibt uns keinen verläßlichen Aufschluß über den Umfang der Modifizierbarkeit desselben. Auch hier hat das Experiment einzusetzen. Dem Umstande, daß bei der Domestikation die äußeren Faktoren, die gesamte Lebenslage gewaltig verändert werden, ist zum Teile die mannigfaltigere Gestaltung der Kulturorganismen zuzuschreiben. Außergewöhnliche Umweltbedingungen rufen eben auch außergewöhnliche Reaktionen, auffällige Modifikationen hervor.

Und nun einiges über *q u a l i t a t i v* verschiedene Merkmale in Populationen (Phänotypen) und in genotypisch reinen Beständen. Die qualitative Verschiedenheit bedingt die sogenannte *a l t e r n a t i v e V a r i a b i l i t ä t* resp. *M o d i f i k a b i l i t ä t*. Die Varianten resp. Modifikanten lassen sich nicht nach Zahlenklassen in eine Reihe ordnen. Sie sind nicht nur nach dem Maß, dem Grad einer und derselben Eigenschaft verschieden, sondern sie zeigen eben *v e r s c h i e d e n e E i g e n s c h a f t e n*. Ihre Variantenklassen setzen ein heterogenes Gebilde zusammen. Wenigstens scheint dem so zu sein. Gehen wir der Sache tiefer auf den Grund, so dürfte sie sich aber doch wohl anders verhalten, und in letzter Linie wird sich wohl alles qualitativ Verschiedene oder doch sehr vieles, auf quantitativ Verschiedenes zurückführen lassen. Wir müssen uns auch sofort daran erinnern, daß eine und dieselbe Qualität sich in verschiedenen Intensitätsgraden, also quantitativ verschieden, äußern kann. Aber von prinzipieller Bedeutung ist z. B. das, daß verschiedene Farben, die uns also qualitativ verschieden erscheinen und die auf der Anwesenheit verschiedener chemischer Stoffe beruhen können, für den Physiker nur Lichtarten sind, die sich durch ihren verschiedenen Brechungsexponenten und die verschiedene Wellenlänge, also quantitativ unterscheiden. Sehen wir von dieser prinzipiellen Seite ab, so möchte es den Anschein haben, daß, wenn verschiedene Formen sich durch qualitative Merkmale unterscheiden, sich in einem gegebenen Bestand, einer Population von Individuen einer Art, die einzelnen Biotypen leicht durch sorgfältigen Augenschein unterscheiden und isolieren lassen, und daß da von einem Phänotypus nicht die Rede sein könne. Die MENDELSche Erblichkeitsforschung hat durchaus das Gegenteil bewiesen. Wenn ich in einer Kolonie der bekannten *H a i n s c h n e c k e Helix (Tachea) nemoralis* die verschiedenartigen Bänderungen und Färbungen beobachte, so sind das weder bloße ephemere regellose Erscheinungen, mit denen sich zu beschäftigen pure Spielerei ist, wie man früher vielfach glaubte (es gibt überhaupt nichts Regelloses in der Natur), noch repräsentieren alle die verschiedenen Formen reine Biotypen, wohl aber zeigen alle Merkmale mit Bezug auf Erblichkeit ganz bestimmte, genau ermittelte Gesetzmäßigkeiten, sie gehorchen den gleich zu besprechenden MENDELschen Spaltungsregeln. Unter allen Farben- und Bändervarietäten repräsentieren nur die gelben und die fünfbändrigen, soweit sie analysiert sind, reine Biotypen, alle andern sind zwar *t e i l w e i s e* durch reinrassige Individuen, *v o r w i e g e n d* aber durch hybride Exemplare vertreten. Beispielsweise repräsentiert der Bestand an roten bänderlosen Individuen keineswegs, wie es den Anschein hat, einen geno-

typisch einheitlichen Biotypus, sondern einen ganz prononzierten Schein-, einen Phänotypus. Eine mir aus Literaturangaben bekannte Tacheenkolonie in Bures bei Paris interessierte mich dermaßen, daß ich vor Jahren selbst hinreiste, um sie aufzusuchen und um lebendes Material zu sammeln. Ich habe dann zu Hause in voller Absichtlichkeit eine kleine Anzahl der gesammelten phänotypischen Exemplare gekreuzt und gezüchtet und manche erwachsene Exemplare auch isoliert gehalten, in der Annahme, sie seien, und vielleicht wiederholt, schon „vorbesamt“ worden und werden sich auch als Einsiedler fortpflanzen. Und ich habe so in der ersten und zweiten Generation fast die volle Musterkarte von Farben- und Bänder-varietäten hervorgezaubert, welche für die genannte Kolonie charakteristisch ist. Die äußere Erscheinung ist trügerisch. Das schöne rote Schneckenkleid z. B. sagt nichts Zuverlässiges über die Beschaffenheit der Gene, der Faktoren, der erbeinheitlichen Anlagen, die in den Gameten des rotschaligen Körpers enthalten sind.

Vieles Wichtige über qualitative Abweichungen in Beziehung zu Erbllichkeit kann ich mit BAUR an einem demonstrativen Beispiel erläutern. Es gibt eine rotblühende reine Rasse von *Primula sinensis*, die var. *rubra*. Sie ist ein fester Biotypus. Wenn ich junge Keimlinge dieser Pflanze einige Wochen, bevor sie zum Blühen kommen, im Warmhaus bei einer Temperatur von 30° C. aufziehe, so werden sie weiß blühen. Der Fall zeigt zunächst das Vorhandensein einer sensiblen Periode (DE VRIES), wie sie auch für andere Organismen, Pflanzen und Tiere, z. B. bei den Temperaturversuchen an Schmetterlingen und Käfern nachgewiesen worden ist. Die Einwirkung der erhöhten Temperatur nach Ablauf der sensiblen Periode vermag an dem Schicksal der Blütenanlagen nichts mehr zu ändern. Die Primeln blühen dann rot. „Bringen wir jetzt einen solchen weißblütig gewordenen Primelstock wieder in ein kühles Gewächshaus, so bleiben zwar die vorhandenen weißen Blüten weiß, auch die in den nächsten Tagen sich öffnenden Blüten sind noch weiß, aber die sich späterhin entwickelnden Blüten sind dann wieder ganz normal rot.“ Die weiße Blütenfarbe ist hier offenbar eine während der sensiblen Periode durch den äußeren Temperatureinfluß hervorgerufene qualitative Modifikation, nicht eine Variation. Die Samen aus modifizierten Blüten verhalten sich in ihren Erbllichkeitsverhältnissen wie die normalen. In einem genügend heißen Klima würde offenbar dieser Biotypus von *Primula sinensis* konstant weiß blühen und der Botaniker würde die Entdeckung machen, daß Herabsetzung der Temperatur rote Blüten hervorruft. Wie steht es nun hier mit der Erbllichkeit? Sollen wir sagen, daß bei mäßiger Temperatur die rote Farbe und bei hoher die weiße Farbe erblich ist? Gewiß nicht. Die korrekte Darstellung ist die, daß bei dem in Frage stehenden Biotypus von *Primula sinensis* eine bestimmte Reaktionsfähigkeit auf Temperatureinflüsse erblich ist, „vererbt wird die Fähigkeit bei 20° rote, bei 30° weiße Blüten zu bilden“. Es gibt eine Rasse von *Primula sinensis*, die var. *alba*, welche immer, auch bei 20° C weiß blüht. Ob beide Rassen gekreuzt worden sind, weiß ich nicht. Zu erwarten ist, daß bei der Kreuzung in der ersten hybriden Generation der eine Typus, wahrscheinlich der bei 20° rotblühende, voll-

kommen oder unvollkommen dominiert und daß in der zweiten Generation typische MENDELSche Spaltung eintritt.

Ich will dem interessanten Fall von *Primula sinensis* noch einen nicht minder

merkwürdigen aus dem Tierreich hinzufügen. Er gehört zu den neuesten unter den zahlreichen wichtigen und aufsehererregenden Resultaten, welche die unermüdlichen Beobachtungen und geschickten Experimente PAUL KAMMERERS in Wien gezeitigt haben und betrifft die bis anhin immer noch kontroverse Frage der Fortpflanzung des Grottenolms, *Proteus anguineus* Laur., welcher in den unterirdischen Grotten des Karstes vorkommt. Von diesem hatten schon seit langer Zeit zuverlässige Beobachter angegeben, er sei lebendig gebärend, während andere ebenso vertrauenswürdige Gewährsleute behaupteten, es sei ganz sicher, daß die Fortpflanzung des *Proteus* durch Eierlegen geschieht. Die vorliegenden Beobachtungen glaubte HANS WUNDERER (1909) durch die Annahme versöhnen zu können, daß es zwei Rassen des Grottenolms gebe, eine eierlegende und eine lebendiggebärende. 1912

konnte nun KAMMERER auf Grund sehr eingehender und sorgfältiger Untersuchungen eine Vermutung als Tatsache nachweisen, die er schon 1907 auf Grund gewisser Beobachtungen geäußert hatte, daß nämlich „das Lebendiggebären des *Proteus* in seiner unterirdischen Heimat Norm“ ist, und daß „das im Aquarium beobachtete Eierlegen durch die schwankende, oft weit über

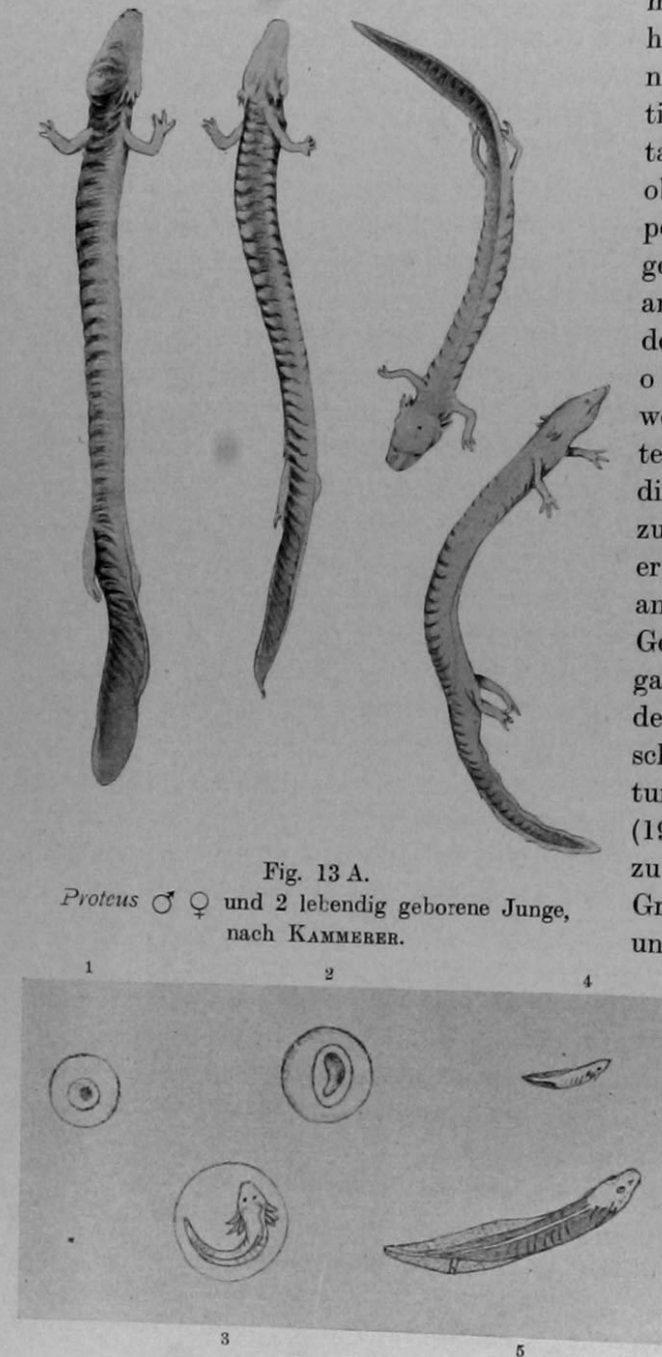


Fig. 13 A.
Proteus ♂ ♀ und 2 lebendig geborene Junge,
nach KAMMERER.

Fig. 13 B.

Proteus, Eier und Larven, nach KAMMERER.

die in der Grotte herrschende Kühle emporsteigende Temperatur veranlaßt war“. 1912 gelangte KAMMERER zu folgenden Resultaten:

1. a) *Proteus anguineus* Laur. bringt bei jeder Temperatur, die kühler ist als 15° C, unabhängig von sonstigen äußeren und inneren Faktoren, lebende Junge zur Welt (Fig. 13 A). Da die Wassertemperatur in den Höhlen seiner Heimat diese Höhe nicht erreicht, so muß angenommen werden, daß Viviparie die normale Fortpflanzungsform des *Proteus* darstellt. (Hier darf vielleicht die Korrektheit der Bezeichnung „normal“ etwas angezweifelt werden.)

b) Bei 12—14° C wurden von jedem Weibchen bei jeder Geburt zwei Junge, aus jedem Oviduct eins, geboren. Die Jungen sind ca. 10 bis 12 cm lang, also sehr groß, wenn man bedenkt, daß die Muttertiere etwa der Größenordnung 25—31 cm angehören. Sie haben deutliche schwarze Augenpunkte und bereits vier Beine, die vorderen drei-, die hinteren zweizehig, wie bei erwachsenen Tieren. (Vgl. Fig. 13 A.) Die außer den zur Entwicklung bestimmten Eiern aus dem Ovarium in den Eileiter übertretenden Eier zerfließen zu einem Dotterbrei, der wie bei *Salamandra atra* den bevorzugten Embryonen als Nahrung dient.

2. *Proteus anguineus* legt Eier bei jeder Temperatur die höher ist als 15° C, unabhängig von sonstigen Faktoren, wie Licht, Alter und Ernährungszustand (Fig. 13 B). Ein und dasselbe Weibchen kann vom Lebendgebären zum Eierlegen übergehen oder umgekehrt. Die frischgelegten Eier (Fig. 13 B, 1) haben einen Durchmesser von 10 mm (wovon 8 mm auf die Gallerthülle entfallen) und werden in der Zahl von 49—60 abgelegt. Die Embryonen werden durch Hüllenzerfall passiv frei und sind beim Freiwerden 3—3,5 mm lang, noch fußlos, mit gut befloßtem Ruderschwanz. (Vgl. Fig. 13 B, 4, 5.) Sie haben sich in KAMMERERS Kulturen nicht als lebens- und entwicklungsfähig erwiesen.

Auch hier, bei den beiden verschiedenen Fortpflanzungsweisen des Olm unter verschiedenen Temperaturen, ist es wohl müßig, die Frage zu diskutieren, welche von beiden die „eigentliche erbliche“ sei. Keine von beiden ist erblich, ebensowenig wie die rote oder die weiße Blütenfarbe von *Primula sinensis rubra*. Erblich sind überhaupt keine entwickelten „Außenmerkmale“, erblich sind nur die Anlagen, die Gene; erblich ist eine bestimmte genotypische Konstitution, kraft deren *Primula* mit Naturnotwendigkeit in dem einen Falle, bei 20°, rote, in dem anderen, bei 30°, weiße Blüten bildet, *Proteus* bei einer Temperatur unter 15° lebendig gebärend, bei über 15° C eierlegend ist. *Pr. sinensis alba*, die auch bei 20° weiß blüht, hat eine von *Pr. sinensis rubra* verschiedene genotypische Konstitution. Spricht man von der genotypischen Konstitution, so meint man die (stoffliche) Grundlage der Vererbungs- und Modifikationserscheinungen. Stellt man aber die gesetzmäßige Art und Weise der Reaktion dieser Grundlage auf die verschiedenen Umweltbedingungen, durch welche sich die „Außenmerkmale“ am Organismus entfalten, in den Vordergrund, so kann man mit BAUR sagen: erblich ist eine bestimmte, spezifische Reaktionsweise, oder mit WOLTERECK: erblich ist die Reaktionsnorm.

Einen eigentümlichen Standpunkt, den man nicht teilen kann, nimmt demgegenüber PLATE ein. An den Fall von *Primula sinensis* anknüpfend und an

die BAURsche Erörterung des Begriffs der Vererbung, nach welcher eine bestimmte Reaktionsweise das vererbte Merkmal ist, das die verschiedenen Primelrassen unterscheidet und nicht die Farbe, sagt er (1913): „Ich halte diesen Satz für irrig, da er nicht das Entscheidende hervorhebt. Mit dem Begriff der Reaktionsweise kommen wir in diesem Falle nicht weiter, denn jede Veränderung, mag sie erblich sein oder nicht, beruht auf einer bestimmten Reaktionsweise, und alle Variationen müssen darnach erblich sein, denn daß diese Reaktionsweise regelmäßig sich wiederholt, so lange die inneren und äußeren Faktoren sich nicht ändern, ist selbstverständlich. Was uns interessiert, ist die Ursache der Reaktionsweise. Sie ist nach den Erfahrungen, welche an anderen Pflanzen gemacht sind, für die rote Farbe eine innere, nämlich eine Erbinheit, welche bei gewöhnlicher Temperatur roten Farbstoff erzeugt. Wird dieser Faktor aber durch einen äußeren Einfluß (Hitze) in seiner Wirkungsweise gehemmt, so wird die Blüte weiß. Daher ist nach der WEISMANNschen Auffassung die farbige Blüte als erbliche Eigenschaft, die weiße als Somation anzusprechen.“ — Soweit PLATE! Der Leser hat gewiß das „qui pro quo“ schon gemerkt. Ich frage: dürfen wir ausschließlich für die „gewöhnliche Temperatur“, d. h. eine Temperatur von 15—20° Partei ergreifen? Dürfen, ja müssen wir uns nicht fragen, wie denn die Sache läge, wenn 30° die gewöhnliche Temperatur wäre? Dann wäre doch nach der PLATESchen Vorstellungsweise bei genau der nämlichen Pflanze weiß die erbliche Blütenfarbe und rot die durch äußeren Einfluß, Herabsetzung der Temperatur, auftretende nichterbliche Somation. Nach unserer Auffassung sind beide Erscheinungen, sowohl die rote, wie die weiße Blütenfarbe in gleicher Weise Somationen, Modifikationen nicht mehr und nicht minder als beispielsweise alle die abgestuften Plus- und Minusmodifikationen des Wuchses eines Genotypus infolge abgestufter besserer oder schlechterer Ernährung. Es gibt eben streng genommen gar keine erblichen entwickelten Merkmale, sie alle sind Modifikationen eines Typus, dessen Norm nur für bestimmte gegebene Verhältnisse nachgewiesen werden kann, und der an und für sich ideell ist. Gewiß ist es selbstverständlich, daß die Reaktionsweise sich regelmäßig wiederholt, solange die inneren und äußeren Faktoren sich nicht ändern. Dieser innere Faktorenkomplex ist eben die genotypische Konstitution, in ihrer geringen Veränderlichkeit und mit ihrem riesenhaften Selbstwiederherstellungsvermögen die Grundlage aller Erbllichkeit. Durch sie wird die Reaktionsnorm ein für allemal bedingt und festgelegt. Solange bei unveränderter genotypischer Konstitution die Umweltbedingungen dieselben sind, herrscht vollkommen sinnenfällige Erbllichkeit, entwickeln sich identische Tochterorganismen. Bei gleichbleibender genotypischer Organisation bedingen dieselben Änderungen in den Umweltbedingungen auch stets die nämlichen in bestimmter Weise veränderten Reaktionen, d. h. das Auftreten in bestimmter Weise veränderter Merkmale am Organismus. Treten unter gleichgebliebenen Umweltbedingungen veränderte Merkmale auf, so hat sich die genotypische Konstitution verändert, so hat sich an der Vererbungssubstanz eine irreparable Umwandlung, eine Variation oder Mutation vollzogen. Zwischen *Primula sinensis rubra* und *Pr. sinensis alba* liegt eine einfache oder komplexe Mutation.

Manche Biologen, besonders Botaniker der WETTSTEINschen Schule, würden in den von uns angeführten Fällen des Weißblühens von *Primula sinensis rubra* und des Eierlegens des lebendig gebärenden Grottenolms bei erhöhter Temperatur von direkter Anpassung sprechen, auch wenn nicht einzusehen ist, warum die rote Blütenfarbe und das Lebendiggebären bei niedriger Temperatur, die weiße Farbe und das Eierlegen bei höherer für die Erhaltung des Individuums oder der Art nützlicher, zweckmäßiger sein sollte. Es war eine gänz-



Fig. 14.

Polygonum amphibium (nach MASSART) aus Lotsy. A die Landform; B die Wasserform; C die Dünenform.

lich verfehlte Neuerung, den Begriff des Wortes Anpassung auf Abänderungen auszudehnen, deren Zweckmäßigkeit gänzlich unersichtlich ist.

Aber offenbar sind die Verhältnisse bei wirklichen, d. h. zweckmäßigen Anpassungen di- und polytroper Organismen (DETTO) dem Wesen nach die gleichen. Es handelt sich augenscheinlich um stabile Bereitschaftstellungen, um erbliche Ökologismen, um eine fixe genotypische Konstitution, welche auf verschiedene Umweltverhältnisse gewissermaßen automatisch immer in derselben charakteristisch verschiedenen Weise reagiert. (Die erdgeschichtliche Entstehung solcher Ökologismen geht uns hier nichts an.) *Polygonum amphibium* (Fig. 14 u. 15) vererbt die Fähigkeit, seine Blattanlagen je nach dem während ihres sensiblen Stadiums auf sie einwirkenden Reiz im Wasser zu langgestielten, schwimmenden Blättern mit glänzender, unbenetz-

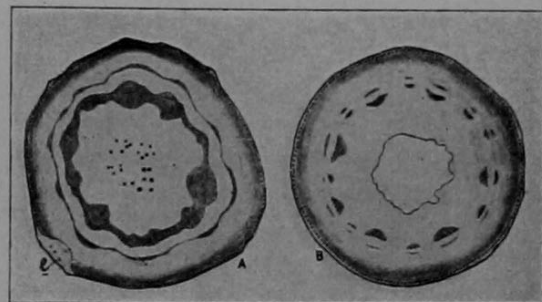


Fig. 15.

Polygonum amphibium (nach MASSART) aus Lotsy. Querschnitte der Stengel: A der Landform; B der Wasserform.

Aus Lotsy, Vorl. über Deszendenztheorie. I. Teil. G. Fischer 1906. Fig. 10, S. 42.

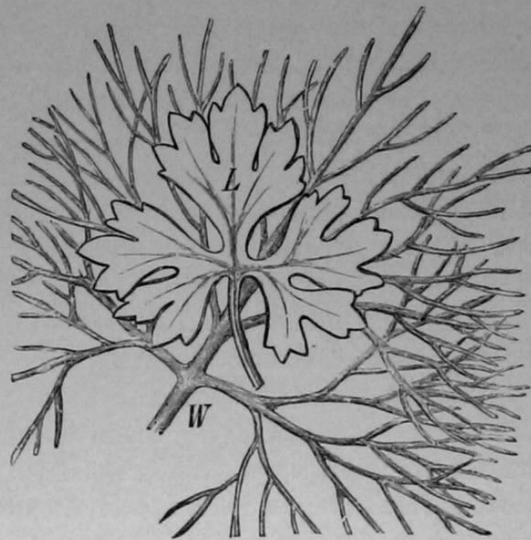


Fig. 16.

Ranunculus multifidus. L Landblatt, W Wasserblatt (nach GOEBEL aus Lotsy).

barer und glatter Oberfläche, mit beiderseits schwacher Kutikula und Spaltöffnungen nur auf der Oberseite, und zwei Schichten Palissaden zu entwickeln, in der Luft aber zu kurzgestielten, runzeligen und behaarten Blättern mit stärkerer Kutikula, mit Stomata (allerdings in geringer Zahl) auch auf der Unterseite und mit nur einer Palisadenschicht. Die Landform bildet einen soliden markgefüllten Stengel (Fig. 15 A), während bei der Verpflanzung ins Wasser der Stengel durch Degeneration des Marks hohl wird (Fig. 15 B).

Ich erwähne noch kurz den Fall von *Ranunculus multifidus* = *Purshii*, dessen Landblätter bloß geteilt sind, während die im Wasser sich bildenden Blätter eine vollkommen und mehrfach zerschlitzte Form annehmen (Fig. 16).

Da bei der Wasser- wie bei der Landform die genotypische Grundlage genau die gleiche ist, so kann es selbstverständlich keine Hybriden zwischen beiden geben.

Nach den Anhängern der Lehre von der direkten Anpassung, besonders den Psychovitalisten, handelt es sich um immer wieder neu sich vollziehende, zweckmäßige Anpassungen. *Polygonum amphibium* ist immer wieder von neuem, aber nur während der sensiblen, sagen wir intelligenten Periode, gescheit genug, es so einzurichten, daß im Wasser Schwimmblätter und auf dem Lande Luftblätter gebildet werden.

VIII. Die alternative (Mendelsche) Vererbung. Gene. Faktoren. Erbinheitliche Eigenschaften.

Ich komme zu den Hauptresultaten der MENDELSchen Bastardierungsfor- schung, welche neben dem Nachweis der reinen Linien und der modernen Varia- tionslehre am meisten dazu beigetragen hat, die Vererbungslehre zu revolutio- nieren. Mit Recht spielen die beiden Arbeitsmethoden: einerseits die Zucht reiner Linien, andererseits die auf MENDEL zurückgehende systematisch-zielbewußte Kreuzungsanalyse in der modernen Vererbungsforschung eine so sehr hervorragende Rolle. Sie allein ermöglichen sodann eine sichere Beurteilung der Resultate eines dritten ebenbürtigen Zweiges der experimentellen Erbliehkeits- forschung, des experimentellen Studiums der Beeinflussung der Erbliehkeitsverhältnisse durch die Einwirkung der verschiedenartigen Umweltfaktoren. Die Zucht reiner Linien führt zu einer genauen Analyse der verschiedenen Formengruppen, Populationen, Stämme usw., während die Kreuzungsanalyse das Ge- heimnis der genotypischen Konstitution der Individuen (allerdings nur innerhalb gewisser enger Grenzen) einigermaßen zu lüften geeignet ist. Die Me- thode der Zucht reiner Linien analysiert hauptsächlich das Verhalten quantitativ verschiedener Merkmale von sich durch Selbstbefruchtung, parthenogenetisch oder ungeschlechtlich vermehrenden Organismen, während der Hybridationsversuch uns über die Erbliehkeitsverhältnisse auch der qualitativ, d. h. alternativ vari- ierenden Merkmale bei zweierterlicher Fortpflanzung orientiert. Das Ideal ist die Kombination beider Methoden, die planmäßige Hybridation von durch die Zucht reiner Linien vollkommen rasserein, homozygotisch, gemachten Individuen, unter sorgfältigster Kontrolle der Umweltbedingungen.

Als ein wichtiges Hauptresultat muß hier sofort die verblüffende Konkordanz der Resultate mit Bezug auf den Punkt betont werden, daß bei aller offenbaren Wesenseinheit zwischen somatischen Zellen und Gameten, doch zwischen Soma- oder Personalteil einerseits und dem Germinalteil oder dem Gametenbestand andererseits eine weitgehende Unabhängigkeit und eine enorme Unbeeinflußbarkeit des letzteren konstatiert werden kann. Die an der erwachsenen Person zur Entfaltung gelangten, manifest gewordenen „Anlagen“ können andere sein, als die vieler in ihren Gonaden enthaltener Gameten und bei letzteren können sie selbst wieder untereinander verschieden sein.

Die Aufschrift auf der großen Mappe sagt nichts Sicheres über die Adressen der eingeschlossenen Briefe.

Gesichert ist ferner das zweite Hauptresultat, daß, um mit JOHANNSEN zu sprechen, „jedenfalls viele Eigenschaften des Organismus durch in den Gameten vorkommende besondere, trennbare und somit selbständige“, bei Kreuzung frei kombinierbare „Zustände“, „Grundlagen“, „Anlagen“, repräsentiert sind, welche JOHANNSEN „Gene“ (eine Vereinfachung der DARWINSchen Bezeichnung „Pangene“) nennt, für welche sich aber ebensosehr in der Literatur die Bezeichnung „Faktoren“ eingebürgert hat. Die Bezeichnung „Gen“ soll dabei gänzlich frei von jeder spezielleren, stofflichen oder dynamischen Deutung sein, nur anzeigen, daß „etwas“ in den Gameten, bzw. in der Zygote vorhanden ist, was den Charakter des sich entwickelnden Organismus wesentlich bestimmt. Bei aller Vorsicht, die hier in der Tat geboten erscheint, ist doch zu sagen, daß die Annahme immer wahrscheinlicher wird, daß die Gene ausschließlich oder vorwiegend in der chromatischen Substanz der Zelle enthalten oder an dieselbe gebunden sind, wobei wiederum die Erkenntnis von ungeheuer weittragender Bedeutung ist, daß die chromatische Substanz durch während der Zellteilung erkennbare Einheiten, selbständige Chromatinindividuen, die Chromosomen, repräsentiert wird, die aber sicher nicht den Erbeinheiten entsprechen, sondern deren mehrere bis viele enthalten. Über die speziellere Natur der „Gene“ oder „Faktoren“ liegen verschiedene Hypothesen vor. Am aussichtsreichsten erscheint eine auf dem Boden der modernen Fermentchemie ruhende Vorstellung, wonach die Gene spezifische fermentartige Stoffe, autokatalytische Substanzen sind.

Die Gesamtheit aller Gene einer Gamete oder Zygote bildet ihre feste genotypische Grundlage. Die erbeinheitliche Eigenschaft, welche durch Manifestation eines besonderen Gens bedingt ist, kann als Einzel- oder Elementareigenschaft bezeichnet werden. Der Nachweis, was ein Elementarmerkmal ist, kann nur experimentell geführt werden. Es hat sich dabei herausgestellt, daß die erbeinheitlichen Eigenschaften keineswegs mit den systematischen oder anatomischen oder geweblichen Merkmalen oder gar mit Organen oder Teilen von Organen zusammenzufallen brauchen. Ein scheinbar einheitliches entwickeltes Merkmal, eine „Außeneigenschaft“, wie BAUR sagt, kann durch mehr als ein Gen bestimmt, beeinflußt werden. Andererseits können zwei oder mehrere verschiedenartige Außenmerkmale eines Organismus eine einzige erbeinheitliche Eigenschaft

bilden, auf einem einzigen Gen beruhen, wie etwa, nach NILSSON-EHLE, das Vorkommen von Grannen, eine bestimmte Form von Grannen, Stärke der Behaarung und Brüchigkeit der Ähren bei Hafersippen eine einzige, durch einen einzigen Faktor bedingte, Erbinheit bilden oder wie es, nach BAUR, beim Löwenmaul, *Antirrhinum*, ein Gen gibt, das sehr wesentlich die Blütenfarbe, sehr wesentlich die Wuchsform, sehr wesentlich den Bau der Blattepidermis und außerdem noch die Frostwiderstandsfähigkeit beeinflusst. Doch habe ich (1912) darauf hingewiesen, daß diesen verschiedenen Außeneigenschaften doch vielleicht auch verschiedene Gene zugrunde liegen, und daß die scheinbar feste Korrelation der eine Erbinheit bildenden äußeren Merkmale möglicherweise darauf zurückzuführen ist, daß ihre Gene in einer und derselben Chromatineinheit, in einem und demselben Chromosomenindividuum ihren Sitz haben.

Da, wie es zurzeit den Anschein hat, das Kreuzungsexperiment und die Zucht reiner Linien die einzigen Mittel sind, um die genotypische Konstitution zu analysieren, so werden wir vielleicht nie dazu kommen, genau zu ermitteln, wie viele und welche Erbinheiten bei einer Organismenform vorkommen. Fruchtbare Kreuzungen mit fruchtbarer Nachkommenschaft sind ja nur möglich zwischen Individuen von Sippen¹⁾, die sich nur durch relativ wenige Merkmale unterscheiden. Schon LINNÉsche Arten sind ja untereinander fast immer unfruchtbar oder beschränkt fruchtbar.

Es wird also zunächst bei jeder Organismenform ein unanalysierbarer genotypischer Grundstock zurückbleiben, über dessen Zusammensetzung nur „per analogiam“ geschlossen werden kann, wenn z. B. die Merkmale, die in gewissen Tier- oder Pflanzenabteilungen Arten voneinander unterscheiden, in anderen Organismengruppen auch als solche auftreten, welche Varietäten, oder Rassen, oder andere untergeordnete Sippen voneinander auszeichnen. Dabei kann die kreuzungsanalytische Feststellung einer Erbinheit doch wohl nur als eine vorläufige gelten, denn die Erfahrung lehrt, daß eine heutige Erbinheit sich morgen durch fortgesetzte genauere Analyse in zwei oder mehr Faktoren zerlegen lassen kann. Jedermann wird hier unwillkürlich an das Schicksal anderer Elementareinheiten auf einem anderen Gebiete erinnert, an das Schicksal der Atome in der Geschichte der chemischen Analyse.

Einige Einwände gegen die Gültigkeit der gleich zu besprechenden Resultate der MENDELSchen Forschung müssen von vornherein zurückgewiesen werden. Der eine sagt, daß diskontinuierliche Variation und MENDELSche Spaltungserscheinungen nur bei domestizierten —, bei Kulturorganismen, also bei Rassen im Sinne NÄGELIS, vorkommen. Die Tatsachen lehren das Gegenteil. Ich darf wohl beispielsweise erwähnen, daß mein eigenes, sehr ausgedehntes Untersuchungsmaterial ausschließlich aus Freilandvarietäten von Schnecken besteht.

„A titre de bizarrerie“ wollen wir auch die Ansicht von J. GROSS (1906

¹⁾ Die sehr bequeme NÄGELISche Bezeichnung „Sippe“ ist neuerdings wieder von CORRENS eingeführt worden. NÄGELI (1884) verstand darunter „eine größere oder kleinere Zahl von verwandten Organismen, ohne Rücksicht darauf, ob sie als ‚Rasse‘, ‚Varietät‘, ‚Art‘, ‚Gattung‘ bezeichnet werden kann“, kurz irgendeine systematische Einheit.

und später) verkünden, nach welcher die durch Mutation entstandenen mendelnden Merkmale bloße Attribute von „Spielarten“ sind und niemals den Wert von Artmerkmalen erlangen. Eine Mutation ist „immer ein Abweg, der in eine Sackgasse führt, welche über kurz oder lang zu Ende geht“, also nach GROSS gewissermaßen eine erdgeschichtliche Fehlgeburt.

Eine andere Aussetzung ist die, daß nur nebensächliche Eigenschaften, wie die oberflächlichen, äußerlichen Merkmale der Zeichnung und Färbung mendeln. Der Einwurf ist oft schwer zu widerlegen, besonders wenn man alle Merkmale als geringfügig erklärt, welche mendeln. In Wirklichkeit ist es aber dieser Einwand, welchem der Vorwurf der Oberflächlichkeit und Äußerlichkeit gebührt. Denn es ist doch ganz selbstverständlich, daß bei den durch das Mittel der Kreuzungszucht ausgeführten Untersuchungen über die Vererbung der Merkmale in erster Linie die auffälligen, äußeren Merkmale in Betracht kamen, die stets eine leichte Kontrolle und Auswahl des Zuchtmaterials gestatten, und nicht Merkmale der inneren Organisation, zu deren Feststellung man die Tiere erst schlachten muß, bevor man sie zur Zucht verwenden kann. Und dann aber, was ist geringfügig, was nebensächlich? Würde es gelingen — es ist dies wohl unmöglich — einen Organismus in seine sämtlichen Erbeinheiten zu zerlegen, so würden uns vielleicht weitaus die meisten Elementareigenschaften, jede für sich betrachtet, sehr geringfügig erscheinen, und man würde vielleicht einsehen, daß es die Kombination ist, welche Großes leistet.

Eine Übersicht über die zahlreichen Merkmale bei Pflanzen und Tieren, bei denen „Mendeln“, alternative Vererbung, experimentell sicher nachgewiesen ist, — der spezielle Teil dieses Buches enthält eine solche, wie ich hoffe, ziemlich erschöpfende Übersicht für das Tierreich — zeigt tatsächlich ihre außerordentlich große Verschiedenartigkeit und Mannigfaltigkeit. Es mendeln qualitativ und auch quantitativ bestimmte Merkmale, die sich nach Dimension oder Gewicht bestimmen lassen, meristische Merkmale, Formverhältnisse der verschiedensten Organe, Färbungs- und Zeichnungsmerkmale, physiologische Charaktere (wie z. B. Einjährigkeit und Zweijährigkeit, Fähigkeit Chlorophyll zu bilden, Empfänglichkeit, resp. Resistenzfähigkeit gegen Rost), chemische Eigenschaften (wie z. B. Stärkegehalt, Zuckergehalt), anatomische Charaktere, teratologische Erscheinungen, Geschlechtsmerkmale, Varietätsmerkmale ebensogut wie Rassenmerkmale und auch Artcharaktere usw. Fast alle Merkmale, welche Biotypen bis zur Rangordnung der Art hinauf unterscheiden, mendeln, während bei den Artmerkmalen ein nichtmendelndes Verhalten bis in die jüngste Zeit hinein mindestens als vorherrschend galt. Heutzutage gibt es manche in der experimentellen Vererbungslehre sehr erfahrene Forscher, welche nicht glauben, daß hinsichtlich des Mendelns oder Nicht-Mendelns irgendein prinzipieller Unterschied zwischen Arten und untergeordneten Sippen besteht.

IX. Mendels Methode der Kreuzungsanalyse.

Die großen Erfolge derjenigen Richtung der experimentellen Bastardforschung, welche man mit Recht nach ihrem hervorragenden Begründer benennt,

sind einer gegenüber früher durchgreifend verschiedenen Untersuchungsmethode zuzuschreiben, die MENDEL eingeführt hat. Sie wird charakterisiert 1. durch das Verfahren der individuellen Stammbaumzucht, 2. dadurch, daß nicht die Gesamterscheinung, der Gesamthabitus in den Vordergrund gestellt wird, sondern die einzelnen Merkmale scharf und exakt, zu jeder Zeit kontrollierbar, im Auge behalten werden, 3. durch die Ausdehnung der Versuche auf mehrere Generationen, 4. durch das klare Bewußtsein, daß die äußere Erscheinung trügen kann und 5. durch die Aufmerksamkeit, welche dem Zahlenverhältnisse der mit den verschiedenen Merkmalen behafteten Individuen in den verschiedenen Individuenzahl aufgezogenen Generationen geschenkt wird.

X. Einiges zur Terminologie.

Die moderne MENDELSche Kreuzungsanalyse studiert also das erbliche Verhalten der Merkmale. Es ist demnach eine ungenaue Ausdrucksweise, wenn gesagt wird: diese oder jene Formen, diese oder jene Sippen gehorchen den MENDELSchen Vererbungsgesetzen, oder sie zeigen intermediäre Vererbung. Aber man wird oft aus Bequemlichkeitsgründen diese Redeweise beibehalten. Man macht auch keinen Unterschied mehr zwischen Gattungs- und Artbastarden einerseits und Blendlingen andererseits, d. h. Hybriden von solchen Sippen, die als der LINNÉschen Art untergeordnet betrachtet werden (Rassen, Varietäten, kleine Arten, Stämme usw.). Als Bastarde in diesem weiten Sinne kann man ganz allgemein solche Organismen bezeichnen, die aus der Vereinigung von Zellmaterial (gewöhnlich Gameten) von Eltern herrühren, die zu verschiedenen Sippen, zu verschiedenen systematischen Einheiten, gleichgültig welcher systematisch-hierarchischen Rangordnung, gehören.

Man spricht mit DE VRIES von Monohybriden, wenn sich die zur Kreuzung benutzten Individuen verschiedener Sippen nur durch ein einziges Merkmal unterscheiden. Man kann aber auch eine Versuchsserie bei Individuen verschiedener Rassen, die sich durch mehrere Merkmale unterscheiden, so einrichten, daß man nur das Schicksal eines einzigen bestimmten Merkmalspaares verfolgt. Die Resultate sind dann weniger einwandfrei, weil Korrelationen oder Koppelungen zwischen den Merkmalen vorkommen, und weil ihre Gene sich gegenseitig beeinflussen können. Man ist übrigens fast nie sicher, ob sich zwei Biotypen wirklich nur durch ein Merkmal voneinander unterscheiden. Bei di-, tri-, tetra-, polyhybriden Kreuzungen unterscheiden sich die zur Kreuzung benutzten Formen durch zwei, drei, vier oder mehr Merkmale. Die zur Kreuzung benutzten beiden Individuen bilden die Paternal-, Eltern-, Stamm- oder Ausgangsgeneration, die jetzt allgemein nach dem Vorschlage von PUNNETT als P_1 -Generation bezeichnet wird. Voraussetzung für die Erzielung einwandfreier Resultate ist, daß die zur Kreuzung benutzten Exemplare der P_1 -Generation ihre Rasse rein repräsentieren, einem reinen Biotypus angehören, daß sie bei Inzucht mit ihresgleichen oder bei Selbstbefruchtung sich mit Bezug

auf das zu untersuchende Merkmal ausnahmslos konstant, „samenbeständig“ erweisen, daß sie *Homozygoten* (BATESON) sind.

Bei der Befruchtung vereinigen sich zwei reife Fortpflanzungszellen oder Gameten und zwar bei allen Tieren mit Ausnahme gewisser Einzelliger, wo beide Gameten gleich groß und gleich gebaut sind, ein *Spermium* oder eine *Mikrogamete* (Samenfaden) mit einem *Ovium* oder einer *Makrogamete* (Ei). Das Vereinigungsprodukt ist das befruchtete, zur Entwicklung bereite Ei, die *Zygote*. Vereinigen sich bei der Befruchtung zwei Gameten, welche beide übereinstimmende Anlagen, Gene, Faktoren führen, die also eine identische genotypische Konstitution haben, so entsteht eine *Homozygote*. Auch der daraus sich entwickelnde Organismus wird als homozygotisch oder kürzer homozyg, reinrassig oder rasserein, bezeichnet.

Ist die genotypische Konstitution von zwei sich bei der Befruchtung vereinigenden Gameten verschieden, was immer der Fall ist, wenn die Eltern, in deren Körper sie sich entwickelten, verschiedenen reinen Sippen oder Biotypen angehören, so entsteht ein hybrid-befruchtetes Ei, eine *Heterozygote*.

Die aus der Kreuzung hervorgehende erste Generation von Hybriden, Bastarden oder *Heterozygoten*, wird als F_1 -Generation, erste Filialgeneration, bezeichnet.

Sie wird zunächst durch Inzucht oder Selbstbefruchtung vermehrt und liefert die F_2 -Generation, diese die F_3 -Generation usw. Rückkreuzungen kann man leicht als $F_1 \times P_1$ oder $F_2 \times P_1$ usw. charakterisieren.

Die beiden Merkmale eines Paares, die einander bei der Kreuzung gegenüberstehen, heißen antagonistische Merkmale oder Allelomorpha (BATESON). Als antagonistische Merkmale im MENDELSchen Sinne kommen im allgemeinen nur vergleichbare, homologe Charaktere in Betracht. Ich stelle bei der Kreuzung beispielsweise der schwarzen Haarfarbe die gelbe Haarfarbe oder die braune usw. als antagonistische Merkmale gegenüber und nicht etwa die schwarze Haarfarbe der geringen oder großen Haarlänge oder der Zahl der Zehen usw.

Wenn man auch praktisch, wenigstens zu Beginn einer Untersuchung, noch heutzutage so verfährt, wie MENDEL, indem man bei der Kreuzung zwei bestimmte, als positiv aufgefaßte, homologe Merkmale als Antagonisten oder Allelomorpha einander gegenüberstellt, so hat sich doch in der Auffassung von dem Wesen des Vorgangs, der sich dabei abspielt, in der neueren Zeit eine gewisse Änderung oder doch eine Abklärung vollzogen. Erstens einmal ist man sich noch deutlicher bewußt, daß man nicht die Merkmale selbst miteinander kreuzt, sondern Anlagen, Gene oder Faktoren in den Gameten, die sich gar nicht mit bestimmten Außenmerkmalen ihrer Träger zu decken brauchen. Und sodann hat sich aus Anfängen, die wir besonders in Schriften von DE VRIES und CORRENS finden, bei BATESON und PUNNETT die Vorstellung entwickelt, welche in deren „Presence and Absence Hypothesis“ ihren Ausdruck fand. Nach dieser Hypothese, welche wir auch als die Ansicht vom Sich gegenüberstehen vor-

handener (positiver) und fehlender (negativer) Faktoren bezeichnen können, und die in den letzten Jahren durch verschiedene Forscher wie BAUR, NILSSON-EHLE, SHULL, den Verfasser dieses Buches u. a. akzeptiert und weiter ausgebaut worden ist, steht bei jeder hybriden Kreuzung mit Bezug auf die Faktoren, durch welche sich die elterlichen Biotypen unterscheiden, jeweils dem Vorhandensein eines Faktors in den Gameten des einen Elters das Fehlen dieses Faktors in den Gameten des andern Elters gegenüber, oder eben einem positiven Faktorein negativer. Diese „Presence and Absence Hypothesis“ werden wir später ausführlich erörtern. Sie hat sich bis jetzt in sozusagen allen Fällen als durchführbar erwiesen, ermöglicht eine übersichtliche und einheitliche Behandlung fast aller, auch der kompliziertesten Fälle alternativer Vererbung, bei welchen eine Gesetzmäßigkeit erkannt worden ist und erlaubt vor allem auch in diesen Fällen eine sichere theoretische Voraussage des Resultates komplizierter Kreuzungen. Auch wer an ihrer inneren Richtigkeit und tieferen Bedeutung zweifelt, wird sich der durch sie bedingten Darstellungsmethode vorläufig gerne bedienen.

XI. Ein erster, einfacher Fall alternativer Vererbung. Eine monohybride Kreuzung mit intermediärer Ausbildung des Außenmerkmals im heterozygotischen Zustand. Der sogen. Mirabilis- oder Zea-typus der alternativen Vererbung.

Kreuzung eines Exemplars einer reinen, weißblühenden Rasse der Wunderblume, *Mirabilis Jalapa*, mit einem Exemplar des reinen, rotblühenden Biotypus dieser Art (CORRENS) (Fig. 17).

Allelomorpha des einzigen Paares antagonistischer Merkmale sind die rote und die weiße Blütenfarbe.

Bei der Befruchtung verschmilzt eine mit dem Gen für rot, sagen wir mit einem Erythrogen behaftete Gamete mit einer Gamete, welche das Gen für weiß, ein Leukogen enthält, zu einer Zygote, in welcher sich beide Gene vereinigen. Die aus diesen hybriden Zygoten hervorgehenden heterozygoten Individuen der ersten Bastardgeneration F_1 blühen rosa. Es ist dies ein nicht gerade seltener Fall intermediärer Gestaltung des hybriden Merkmales in der F_1 -Generation. Notabene: alle Individuen der F_1 -Generation ohne Ausnahme blühen rosa. Diese Übereinstimmung aller Individuen der F_1 -Generation, ihre Uniformität oder Homogenität ist fast absolut charakteristisch für alle Fälle MENDELScher Vererbung (Uniformitätsgesetz, LANG 1906, 1909). Es ist nun nicht etwa eine neue, konstante Rasse, ein *roseo*-Biotypus entstanden, sondern es handelt sich um eine unreine Rasse. Die Rosa-Farbe ist bloß phänotypisch. Vermehre ich nämlich die F_1 -Generation durch Inzucht oder Selbstbefruchtung, so erhalte ich nicht nur rosablühende Nachkommen in der F_2 -Generation, sondern in einer zahlreichen Population durchschnittlich neben $\frac{2}{4}$ solcher rosablühender, $\frac{1}{4}$ weißblühende und $\frac{1}{4}$ rotblühende. Bei der Weiterzucht erweisen sich die weißblühenden und die rotblühenden als konstant, sie sind

h o m o z y g o t i s c h , reinrassig, obschon Kinder von Bastarden und nach dem vulgären Sprachgebrauch auch selbst Bastarde. Die rosablühende Hälfte des F_2 -Bestandes, die ganz der F_1 -Generation gleicht, besteht aus lauter Heterozygoten und liefert bei Inzucht oder Selbstbefruchtung wieder $\frac{1}{4}$ weißblühende Homozygoten, $\frac{2}{4}$ rosablühende Heterozygoten und $\frac{1}{4}$ rotblühende Homozygoten usw.

Schon MENDEL hat, allerdings für etwas abweichende Fälle, gezeigt, daß sich dieses Verhalten der F_2 -, F_3 - usw. Generationen, in denen rot und weiß wieder in einem ganz bestimmten Zahlenverhältnis hervortreten, restlos unter der An-

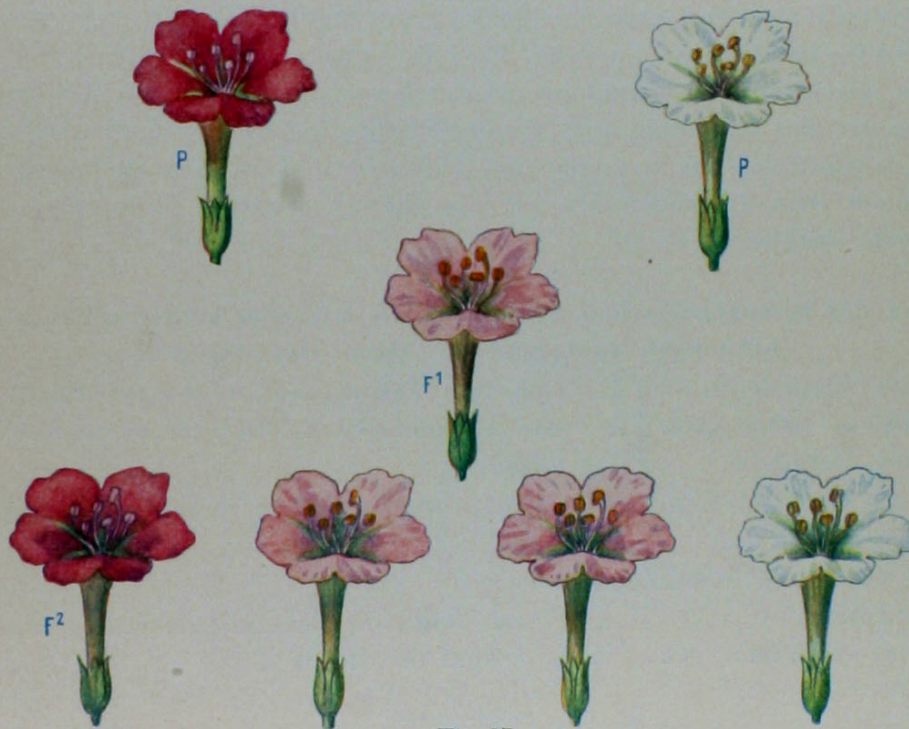


Fig. 17.

Mirabilis Jalapa. Kreuzung des rotblühenden mit dem weißblühenden Biotypus. P = Blüten der beiden reinen Ausgangstypen (Paternalgeneration); F_1 , eine rosafarbige (intermediärfarbige) Blüte der uniformen F_1 -Generation (Filialgeneration); F_2 , 4 Blüten (1 rot, 2 intermediär, 1 weiß) der durch Inzucht der F_1 -Generation erhaltenen, spaltenden, multiformen F_2 -Generation (zweite Filialgeneration).

Aus WEISMANN, Vorträge über Deszendenztheorie.

nahme erklärt, daß die rosablühende F_1 -Generation nicht etwa Gameten mit einer aus der Verschmelzung der Anlagen für rot und weiß neu entstandenen Anlage für r o s a , sagen wir etwa mit einem „Rhodogen“, bildet, sondern daß sie mit Bezug auf die antagonistischen Ausgangsmerkmale rot und weiß r e i n e G a m e t e n in durchschnittlich gleicher Zahl erzeugt. Eine Hälfte (die Hälfte der Samenzellen und die Hälfte der Eier) enthält ausschließlich das Erythrogen, die andere Hälfte (die andere Hälfte der Samenzellen und der Eier) ausschließlich das Leukogen. Findet bei der Befruchtung keine Selektion statt, sondern entscheidet ausschließlich der Zufall über die Vereinigung der verschiedenen Gameten zu Zygoten, und bezeichnen wir das Erythrogen mit dem Symbol E , das Leukogen

mit L , so entstehen $\frac{1}{4}$ Zygoten mit der Kombination EE , $\frac{1}{4}$ mit der Kombination LL und $\frac{2}{4}$ mit der Kombination EL (resp. LE). Die EE sind rotblühende, die LL weißblühende Homozygoten, konstante Rassen, Vertreter eines reinen Biotypus, die EL resp. LE sind rosablühende Heterozygoten, Monohybride, welche in der nächsten Generation wieder in derselben Weise und in demselben Zahlenverhältnis $1:2:1$ spalten werden, wie die Heterozygoten der F_1 -Generation.

Wir haben im Vorstehenden schon — rein willkürlich — Symbole (E und L) für bestimmte Gene oder Faktoren, Erbinheiten, eingeführt. Wir haben auch zum erstenmal sehr einfache Formeln, EE , LL , EL ($= LE$) eingeführt, welche in prägnantester Weise den Unterschied in der genotypischen Konstitution ausdrücken: Differenzialformeln oder Erbformeln.

Die hypothetischen Vorgänge bei der Kreuzung hinsichtlich des Verhaltens der Gene bei der Gameten- und Zygotenbildung in aufeinanderfolgenden Generationen, vermittelt der Symbole und Differential-(Erb-)Formeln, werden heutzutage nach dem folgenden Muster, das keiner weiteren Erläuterung bedarf, tabellarisch, dargestellt.

Kreuzung des homozygotischen, rotblühenden mit dem homozygotischen weißblühenden Biotypus von *Mirabilis Jalapa*.

Tabelle der Symbole für die } E = Gen oder Faktor für rote Farbe (Erythrogen),
Allelomorpha = antagonistischen Merkmale } L = sein Allelomorph, das Gen für weiße Farbe (Leukogen)

P_1 -Generation: EE (homozyg rotblühend) \times LL (homozyg weißblühend)

Reine Gameten: E \times L

F_1 -Generation: (ihre Zygoten-Konstitution) EL oder LE (intermediär, d. h. rosablühend)

Reine Gameten: Die Hälfte E und die Hälfte L

F_2 -Generation:

(Zygotenkonstitution, 4 Kombinationen von L und E in gleicher Häufigkeit)

EE	LE
rot	rosa
EL	LL
rosa	weiß

Zusammenfassung: 25% homozyg rot (EE), 50% heterozyg rosa (EL bzw. LE) und 25% homozyg weiß (LL).

Wir wollen nochmals konstatieren, daß bei dem besprochenen Vererbungsfall (*Mirabilistypus*, *Zeotypus* der Vererbung) das heterozygotische Merkmal (Rosa-Farbe) in der F_1 -Generation intermediär und uniform bei allen Individuen auftritt. Die gekreuzten Ausgangsfarben, rot und weiß, scheinen vorläufig verschwunden zu sein. In der multiformen, „spaltenden“ F_2 -Generation treten sie aber wieder auf und zwar vollkommen in ihrer ursprünglichen Reinheit, homozygotisch, in dem bestimmten Zahlenverhältnis von durchschnittlich je 25% der F_2 -Population, während daneben 50% heterozygotische rosa-Individuen erscheinen. Die Ausgangsmerkmale, die hier in der F_2 -Generation wieder ganz rein,

mit alternativem Charakter — ein Fall eben der alternativen Vererbung — wieder in die Erscheinung treten, nenne ich *resurgente Merkmale*. Die englisch schreibenden Biologen sprechen von „*extracted characters*“.

Wir wollen nun zunächst noch das Verhalten der Merkmale bei den *Rückkreuzungen* besprechen. Ich kann eine rosablühende F_1 -Heterozygote (EL) mit einer homozygoten, rotblühenden Pflanze (EE) kreuzen. Also $EL \times EE$. Das ist die eine der beiden möglichen sogenannten Rückkreuzungen. Oder ich kann eine rosablühende, heterozygotische Pflanze (EL) mit einer homozygotischen weißblühenden Pflanze (LL) kreuzen. Also $EL \times LL$. Das ist die andere der beiden möglichen Rückkreuzungen. Das Resultat, das sich hierbei tatsächlich ergibt, läßt sich leicht aus den Formeln vorausberechnen.

1. Rückkreuzung: EL (rosa) \times EE (rot)
 Reine Gameten: $\left. \begin{array}{l} 50\% E \\ 50\% L \end{array} \right\} \times 100\% E$
 Tochtergeneration: 50% EE (homozyg rot) + 50% LE (heterozyg rosa)
2. Rückkreuzung: EL (rosa) \times LL (weiß)
 Reine Gameten: $\left. \begin{array}{l} 50\% E \\ 50\% L \end{array} \right\} \times 100\% L$
 Tochtergeneration: 50% EL (heterozyg rosa) + 50% LL (homozyg weiß)

Für die Rückkreuzung ist also bei diesem Vererbungstypus charakteristisch, daß in der Tochterpopulation das reine Merkmal des homozygotischen Elters durchschnittlich bei 50 % und daneben das intermediäre Merkmal des heterozygotischen Elters ebenfalls bei 50 % der Individuen auftritt.

Bildung reiner Gameten und Reduktionsteilung.
 Der von MENDEL supponierte Vorgang der Bildung reiner Gameten bei den Bastarden ist sofort nach der Wiederentdeckung der MENDELSchen Regeln mit den sogenannten Reduktionsteilungen in Zusammenhang gebracht worden, welche der Bildung der Gameten (der reifen Eier und reifen Spermien) vorangehen. Der uneingeweihte Leser kann sich über diese Vorgänge in jenem Abschnitte des vorliegenden Buches einigermaßen orientieren, welcher von der Gonochromosomentheorie der Geschlechtsvererbung und Geschlechtsbestimmung handelt. Nachdem dann eine Zeitlang dieser Gedanke beiseite gelegt werden mußte, ist er in der neuesten Zeit mit sehr stark erhöhter Durchschlagskraft wieder hervorgetreten. Die Körperzellen haben eine doppelte (diploide) Chromosomengarnitur. Jedes, etwa durch besondere Größe oder besondere Gestalt ausgezeichnete Chromosoma kommt doppelt, in einem Paar, vor. Nur die reifen Gameten (Eier und Spermien) haben bloß die Hälfte der Chromosomen, bloß eine halbe (haploide) Chromosomengarnitur. Eine der letzten Zellteilungen bei der Bildung der Gameten (Gametogenesis) ist eben eine Reduk-

tionsteilung. Dabei verabschieden sich die beiden Chromosomen eines homologen Paares voneinander. Das eine gelangt in die eine, sein Partner in die andere Tochterzelle. Wenn die Gene, die Erbfaktoren, wirklich — was außerordentlich wahrscheinlich ist — in den Chromosomen enthalten oder an diese gebunden sind, wenn die Chromosomenindividuen in der Tat autonome Vererbungsträger sind, so leuchtet ein, daß die reinliche Scheidung und Verteilung der homologen Erbfaktoren eines heterozygen Paares auf die „reinen“ Gameten der Bastarde auf dem Sichverabschieden der beiden Chromosomen eines homologen Paares bei den Reduktionsteilungen während der Gametogenesis beruhen oder damit zusammenfallen kann.

Die Frage wurde und wird lebhaft diskutiert, ob sich die MENDELsche Annahme von der Reinheit der Gameten im vollen Umfange aufrecht erhalten lasse. Spalten die beiden Gene, z. B. das rote und das weiße bei unserer Wunderblume, in der F_2 -Generation so scharf und rein wie Sauerstoff und Wasserstoff bei der Zerlegung des Wassers? Mehrere unserer erfahrensten Experimentatoren neigen zu dieser Ansicht, und auch ich muß gestehen, daß ich immer wieder von neuem überrascht bin, zu sehen, mit welcher verblüffenden Porträtähnlichkeit die verschiedenen Ausgangsmerkmale in der F_2 -Generation meiner Versuchstiere, der Hain- und Gartenschnecken, als Resurgenten wieder in die Erscheinung treten und wie sich die Homozygoten unter den Nachkommen von Hybriden bei neuen Kreuzungen ganz wie reine Rassen, wie feste Biotypen verhalten. Fälle, wie der folgende, die tausendfach im Tier- wie im Pflanzenreich bekannt sind, geben sehr stark zu denken und sprechen eindrucksvoll zugunsten der MENDELschen Annahme. Es existiert ganz gewiß in der freien Natur kein einziges fünfbändriges Exemplar von *Helix nemoralis* oder *H. hortensis*, das nicht, und wenn es sich bei der Zucht noch so sehr wie ein reines Rassentier verhält, in der Vorfahrenreihe tausendfach heterozygotische Vorfahren, tausende von heterozygotisch bänderlosen Ahnen besessen hat. Aber es sind doch viele Zuchtversuche, neuerdings besonders von HÄCKER mit dem Axolotl, von DAVENPORT mit Hühnerrassen usw., bekannt geworden, wo die verschiedenen Resurgenten der F_2 -Generation deutliche Zeichen davon erkennen zu lassen scheinen, daß ihre Gene bei ihrer hybriden Vereinigung in der heterozygotischen F_1 -Generation von ihren antagonistischen Allelomorphen beeinflusst, infiziert, befleckt (CASTLE) worden sind. Um dies zu erklären, hat man vorgeschlagen, die Annahme der Reinheit der Gameten durch die Annahme der Prävalenz in dem Sinne zu ersetzen, daß zwar in allen Gameten beide Gene eines allelomorphen Paares vorkommen, daß aber bei den einen Gameten das eine, bei den anderen sein antagonistisches Gen dominiert. Die Entscheidung der Frage wird durch verschiedene Umstände erschwert. Vor allem muß in jedem einzelnen Falle durch genaue Ermittlung der Modifikationsbreite eines erbeinheitlichen Merkmals untersucht werden, ob nicht gewisse vermeintliche Bastardierungsinfektionen nur Modifikationen des Merkmals sind, dessen genotypische Grundlage vielleicht doch unberührt geblieben ist. Und die neueren überraschenden Untersuchungsergebnisse über Polymerie, über den

erbinheitlichen Charakter von Variationen, die bis jetzt als bloße Plus- oder Minusmodifikationen betrachtet worden sind, lassen sich zugunsten der MENDELSchen Annahme ins Feld führen. Andererseits läßt sich die Vermutung nicht von der Hand weisen, daß in den Fällen, welche gegen die Gametenreinheit zu sprechen scheinen, die Kreuzungsanalyse eben noch nicht vollständig durchgeführt wurde. Jedenfalls sollte man, schon im Interesse immer höherer Anforderungen an die Genauigkeit und Beweiskraft züchterischer Untersuchungen, solange fortfahren, mit der Annahme der Gametenreinheit zu operieren, bis zwingende Beweise gegen sie erbracht sein werden.

In das Zytologische übersetzt, würde unsere Frage etwa lauten: Bleibt die Individualität der Chromosomen stetsfort unantastbar, oder kommt normalerweise oder auch nur gelegentlich eine Substanzvermischung (Austausch von Vererbungssubstanz) zwischen den beiden Chromosomen eines Paares oder zwischen Chromosomen verschiedener Paare statt?

Die Frage, ob die Gameten mit Bezug auf die Gene rein sind, oder ob doch die erbinheitlichen Merkmale selbst rein, unbefleckbar, unbeeinflußbar, autonom sind, ist von weittragender Bedeutung. Die Annahme der Autonomie, der Festigkeit der Erbinheiten führt notwendig zu der Annahme, daß neue Typen durch unvermitteltes Auftreten oder durch unvermitteltes Verschwinden von Genen, also stoßweise, entstanden sind und entstehen. Zu demselben Resultate scheint, wie wir gesehen haben, die moderne exaktere Variationslehre zu führen. Die Konkordanz der Resultate der MENDELSchen Vererbungsforschung und der Variationsforschung ist das gewaltige Hauptresultat der modernen exakteren biogenetischen Untersuchungen.

Die Darstellung unseres Vererbungsfalles mit der Methode des vorhandenen oder fehlenden Faktors. — Bei der weißblühenden Wunderblume fehlt das Pigment in den Blumenblättern. Wir können deshalb sagen, daß wir bei der Kreuzung der rotblühenden mit der weißblühenden Sippe einem Gen für rote Blütenfarbe E das Fehlen dieses Gens gegenüberstellen (e). Als Symbol für ein vorhandenes Gen wählen wir stets einen großen Buchstaben, das Fehlen eines bestimmten Genes drücken wir zweckmäßig durch die Einstellung in die Formel des betreffenden kleinen Buchstabens aus. Bezeichnet groß E den vorhandenen Rot-Faktor, so sagt uns klein e nichts anderes, als daß dieser Faktor, und zwar gerade dieser Faktor, fehlt. Einzelne Autoren drücken das Fehlen eines Faktors dadurch aus, daß sie überhaupt ein Symbol für das fehlende Gen weglassen. Doch ist diese letztere Darstellungsweise viel weniger übersichtlich, da man bei komplizierteren Formeln nicht sofort erkennt, welche Faktoren fehlen. Die Formulierung unseres Kreuzungsversuches mit *Mirabilis* mittels der Methode des vorhandenen und fehlenden Gens wird also folgendermaßen lauten:

Übersicht der Symbole: E = Gen für rote Blütenfarbe; e = Fehlen dieses Gens (weiße Blütenfarbe)

P_1 - Generation: EE (homozyg rot) \times ee (homozyg weiß)

Gameten: E \times e
 F_1 - Generation: Ee (uniform blaßrot, rosa)

Reine Gameten: $\begin{matrix} \text{♂} \\ E \\ e \end{matrix} \times \begin{matrix} \text{♀} \\ E \\ e \end{matrix}$

F_2 - Generation: 25% EE (rot) + 50% Ee (rosa) + 25% ee (weiß).

Daß hier die Heterozygoten Ee blaßrot, rosa, blühen, können wir uns durch die Vorstellung verständlich machen, daß identische Gene sich in ihrer Wirkung verstärken. Bewirkt ein einfaches Gen E eine blaßrote, rosarote Blütenfarbe, so bewirkt das homozygotische Faktorenpaar EE die Bildung einer doppelten Dosis von rotem Farbstoff: die Blüte wird lebhaft rot.

XII. Ein zweiter einfacher Fall alternativer Vererbung. Eine monohybride Kreuzung mit mosaikartiger Vermengung der elterlichen Außenmerkmale im heterozygotischen Zustand. Mosaikvererbung. „Particulate Inheritance“ Galton. Beispiel: die blauen Andalusierhühner. (Fig. 18 und 19.)

Es ist den Züchtern schon lange bekannt, daß es nie gelingt, die blauen Andalusier (Fig. 18) mit Bezug auf die Farbe reinzuzüchten. Immer treten in der Nachkommenschaft neben blauen auch sowohl weiße als schwarze Vögel auf. Diese weißen (sie sind nicht rein weiß, sondern in eigentümlicher Weise mit Grau „bespritzt“) und schwarzen Exemplare züchten rein weiter. Es scheint, daß die stahlblaue Farbe der Andalusier (die Hähne haben übrigens einen schwarzen Hals- und Sattelbehang) auf einer sehr feinen Mosaik von schwarz und weiß beruht. Man mag vielleicht an die blauen Wangen („Blaubart“) glattrasierter schwarzbärtiger Männer denken. Doch ist die Sache noch keineswegs definitiv erledigt.

BATESON und PUNNETT zuerst und dann auch DAVENPORT haben in der Tat blaue Andalusier durch Kreuzung, sei es schwarzer und „weißer“ Resurgenten, sei es durch Kreuzung anderer schwarzfiedriger mit weißfiedrigen Hühnern „zusammengesetzt“, und es ist wohl nicht daran zu zweifeln, daß die blaue Farbe der Andalusier heterozygotisch ist. Die Erblichkeitsverhältnisse liegen dann klar auf der Hand, wie sie in Fig. 19 übersichtlich-schematisch dargestellt sind. Durch Kreuzung einer gewissen homozygotisch schwarzen (MM) mit einer gewissen homozygotisch weißen (mm) Federfarbe entsteht in der F_1 -Generation uniform das heterozygotische Andalusierblau (Mm). Das Gen für Schwarz kommt nur an fein zerteilten und überall zerstreuten Stellen zur Entfaltung. Bei Inzucht spaltet das heterozygotische Andalusierblau in der F_2 -Generation in resurgentes, homozygotisches Schwarz, resurgentes, homozygotisches Weiß und wiederum heterozygotisches Andalusierblau. Schwarz und weiß zeugen bei Inzucht rein weiter, während das heterozygotische Andalusierblau in der nächsten Generation (F_3) wiederum in der bisherigen Weise in schwarz, weiß und blau spaltet.

Wie schon angedeutet, ist die Bildung von heterozygotischem Andalusierblau kein ganz sicherer Fall von Mosaikvererbung. Ein solcher Fall würde in demonstrativer Weise vorliegen, wenn die beiden gekreuzten elterlichen Farben schwarz und weiß auf dem Körper der F_1 -Heterozygoten in größeren Stellen nebeneinander auftreten würden, so daß eine schwarz-weiße Scheckzeichnung oder Panachierung zustande kommen würde. Ich will aber hier schon ausdrücklich hervorheben, daß die Scheckigkeit im Tierreich (wie wohl auch die Panachierung im Pflanzenreich) im allgemeinen

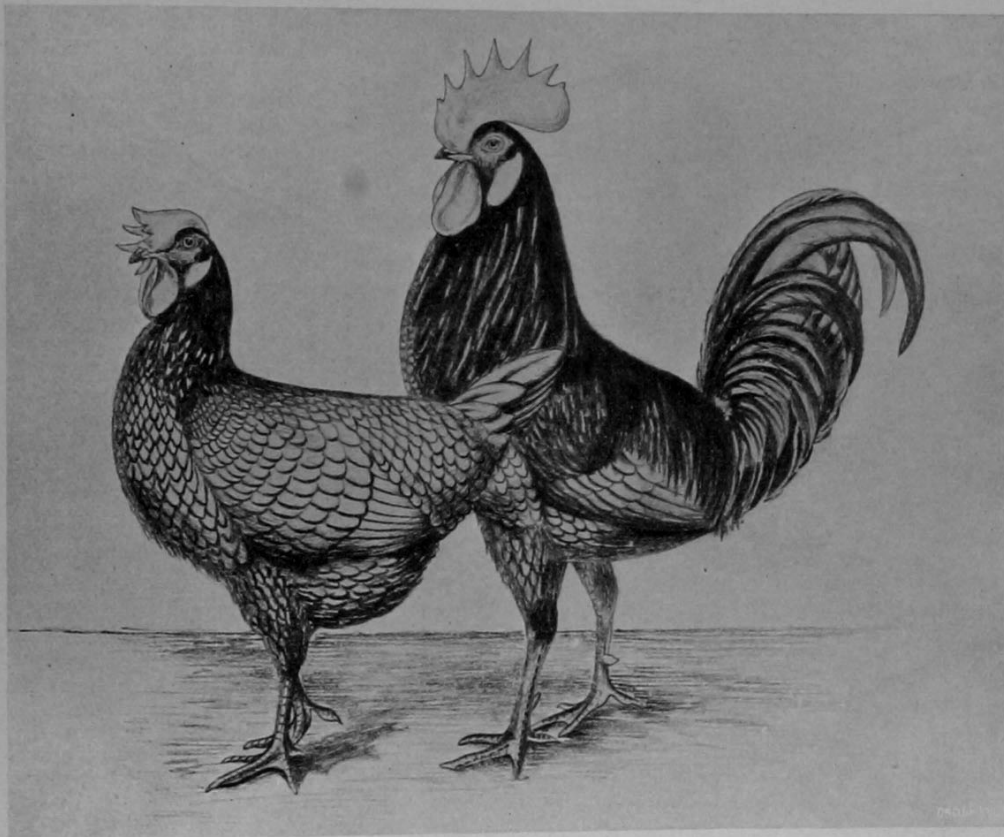


Fig. 18.
Blaue Andalusier.

nicht eine Erscheinung der Heterozygotie ist, sondern auf selbständigen Scheck-Faktoren beruht. Schecke lassen sich homozygotisch züchten.

Im Anschluß an die beiden besprochenen Fälle will ich einige, besonders auch für den praktischen Züchter lehrreiche, Überlegungen, die ohne weiteres einleuchten, über die intermediäre bzw. fein mosaikförmige Ausbildung des heterozygotischen Merkmalspaares in der F_1 -Generation bei alternativer (MENDELScher) Vererbung einfügen.

Die F_1 -Rosahybriden zwischen den reinen, weißen und roten Biotypen der Wunderblume *Mirabilis Jalapa*, bei denen also die blaßrote Farbe etwas neues,

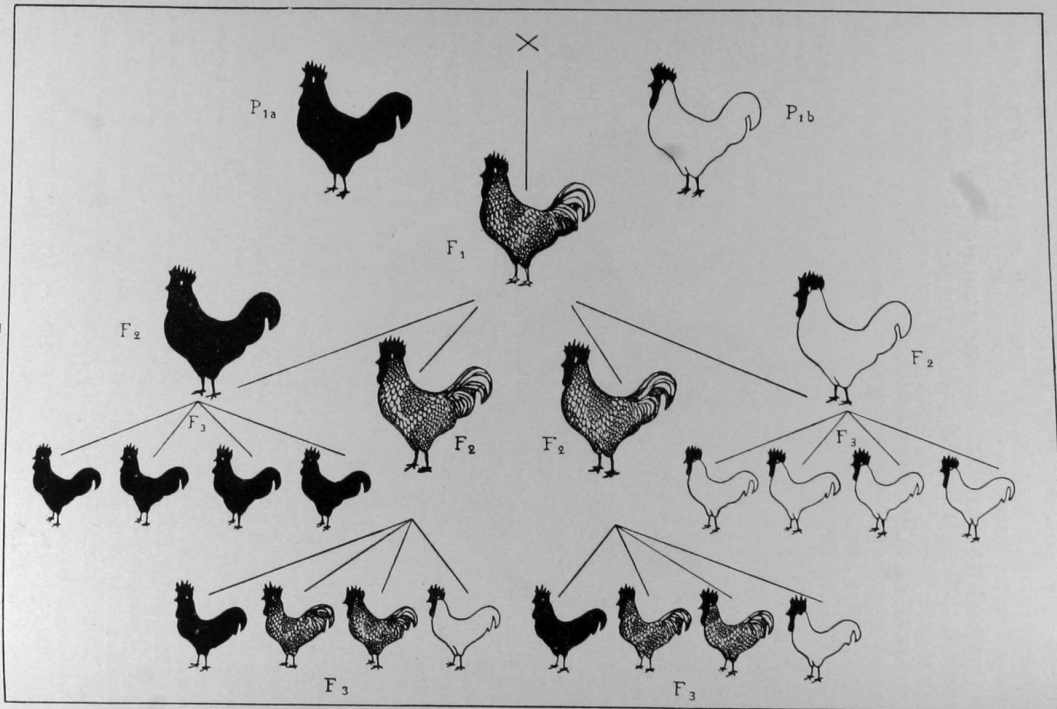


Fig. 19.
Die Erblichkeitsverhältnisse der Andalusier (F_1). P_{1a} und P_{1b} die schwarze und die weiße Ausgangsform. Im wesentlichen nach einer Darstellung von Darbishire. Weitere Erklärung im Text.

ein Kreuzungsnovum ist, lassen sich niemals rein züchten. Selektion ist völlig machtlos. Sie spalten bei Inzucht oder Selbstbefruchtung unabänderlich in $\frac{1}{4}$ weiß, $\frac{2}{4}$ rosa und $\frac{1}{4}$ rot; die $\frac{2}{4}$ rosa sind selbst wieder Heterozygoten und spalten selbst wieder usw. Wenn mir also daran liegt, einen großen Bestand von diesen rosarotblühenden Wunderblumen zu erhalten, so ist es gänzlich irrational, diese Form selbst weiter zu züchten. Ich tue vielmehr gut, die weiße und die rote Stammmasse in einem kleinen Bestand rein fortzuführen und beide jedes Jahr von neuem zu kreuzen. Dann erhalte ich nicht nur einen halben, sondern einen vollen Bestand von uniform rosaroten Wunderblumen.

Nach SHULL hat G. J. SIMPSON den Rekord in der Schweinezucht gewonnen, indem er die vollkommenste Form durch Kreuzung von zwei bestimmten, reinen Stämmen erzielte. Er benützt aber wohlweislich diese Prachtkerle nicht zur Weiterzucht, sondern kehrt jährlich wieder zur Kreuzung der Originalstämme zurück.

— Die schönen blauen Andalusierhühner erregen seit Dezennien den Ärger der Züchter. Trotz aller Selektion erfolgen immer und immer wieder Rückschläge. Die Jungen treten in drei Farben auf: weiß, blau und schwarz. Selektion ist verlorene Liebesmüh. Aber die Züchter werden sich wohl nicht überzeugen lassen. Sie fahren fort, fest daran zu glauben, daß sich schließlich die Andalusier doch rein züchten lassen werden und werden in diesem ihrem Glauben durch gelegentliche Vorkommnisse bestärkt, wie sie sich in kleinen Zuchten hie und da ereignen können und müssen, nämlich durch das Eintreten von Fällen, wo die „Rückschläge“ in einer Brut nur in sehr geringer Zahl auftreten. In der nächsten Zucht werden sie aber höchstwahrscheinlich wieder viel zahlreicher sein.

XIII. Ein dritter einfacher Fall alternativer Vererbung. Eine monohybride Kreuzung mit vollkommener Dominanz des gekreuzten, positiven Außenmerkmals des einen Elters. Echt Mendelsche Vererbung.

Ich kreuze (BAUR) zwei Individuen des Gartenlöwenmauls, *Antirrhinum majus* (Fig. 20, S. 50). Das eine gehört einer reinen Sippe mit normalen, zygomorphen Blüten an. (Eine zygomorphe Blüte ist zweiseitig symmetrisch. Eine Symmetrieebene teilt sie in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften. Bei *Antirrhinum* unterscheidet man an der Krone die aus zwei Kronenzipfeln bestehende Oberlippe und die aus drei Zipfeln bestehende Unterlippe. Die Symmetrieebene geht zwischen den beiden Zipfeln der Oberlippe und durch den mittleren Zipfel der Unterlippe hindurch.) Das andere Exemplar gehört einer reinen Sippe mit sogenannten pelorischen Blüten an. (Unter pelorischen oder aktinomorphen Blüten versteht man strahlige Blüten, bei denen die Blütenbestandteile, in unserem Falle die fünf Kronenzipfel, strahlenförmig um die in der Verlängerung des Blütenstiels liegende ideelle Blütenachse angeordnet sind.) Wenn wir von reinen Sippen sprechen, so meinen wir damit, daß jedes der beiden unterscheidenden Merkmale bei der betreffenden Sippe samenenbeständig, homozygotisch ist. Die F_1 -Generation blüht nun **uniform zygomorph**, und zwar läßt sich die zygomorphe Blütenform aller F_1 -Hybriden in keiner Weise von derjenigen der zygomorphen Elternform unter-

scheiden. Dies ist ein Fall typisch mendelnder Vererbung. Ähnlicher Fälle hat MENDEL schon mehrere, besonders bei Erbsen, in seiner klassischen Untersuchung festgestellt. MENDEL nannte dasjenige gekreuzte elterliche Merkmal, das in der F_1 -Generation uniform und ganz oder fast unverändert wieder hervortritt, das **dominante Merkmal** und dasjenige, welches als Außenmerkmal scheinbar völlig verschwindet, zurücktritt, vom dominanten Merkmal besiegt, geschlagen, unterdrückt wird, das **rezessive Merkmal**. Wenn die Bastarde mit Bezug auf die untersuchten Merkmale ganz dem einen Elter gleichen, wie hier die

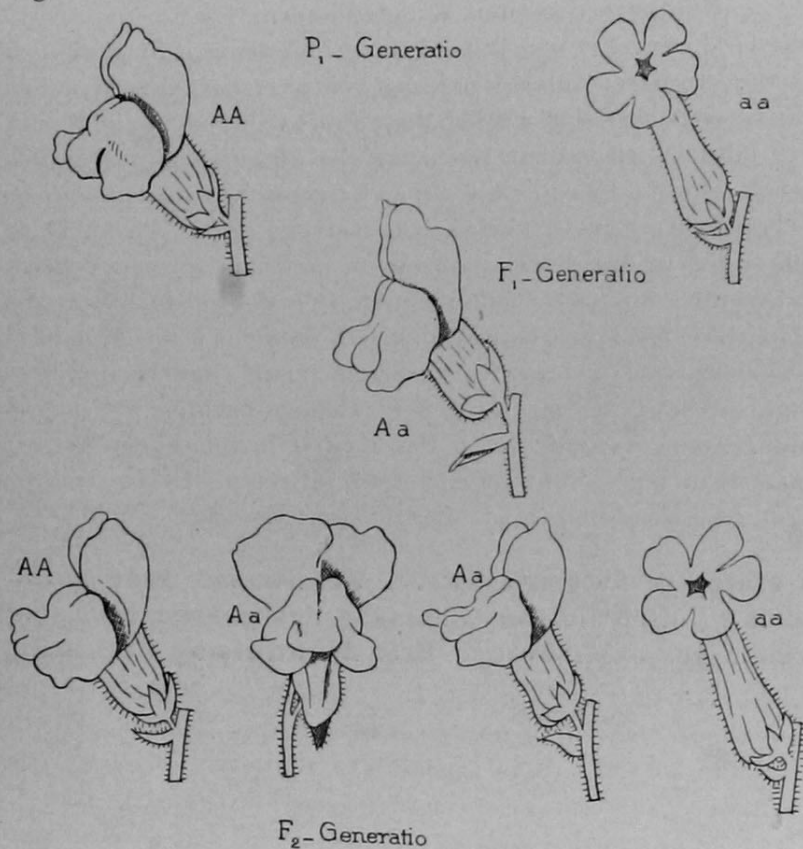


Fig. 20.

Kreuzung des normalen, zygomorphen Gartenlöwenmauls (*Antirrhinum majus*) mit der pelorischen Form.

F_1 -Generation scheinbar ganz verschwundenen Pflanzen mit pelorischen, rezessiven Blüten neben einer beträchtlich größeren Anzahl von zygomorphen, dominantmerkmaligen Pflanzen als Resurgenten wieder auftreten und zwar mehr oder weniger exakt in dem berühmten MENDEL'schen Zahlenverhältnis von eins zu drei: 25% der F_2 -Individuen sind resurgente, rezessiv-pelorische und 75% dominantmerkmalige, zygomorphe Löwenmäuler.

Die Erklärung ergibt sich ohne weiteres aus der Formelentwicklung. Offenbar setzen sich die 75% dominantmerkmaligen Zygomorphen aus 25% homozygotischen Zygomorphen und 50% heterozygotischen Zygomorphen zusammen, so

zygomorphen F_1 -Heterozygoten mit Bezug auf die Blütenform, so nennt man sie **goneoklin**.

Wenn wir nun die dominantmerkmaligen, zygomorphen F_1 -Antirrhinen durch Inzucht vermehren, sie sich untereinander bestäuben lassen, oder wenn wir Selbstbefruchtung eintreten, d. h. die Pflanzen sich durch ihren eigenen Pollen (Blütenstaub) befruchten lassen, und wir eine sehr zahlreiche F_2 -Nachkommenschaft aufziehen, so bemerken wir sofort, daß in dieser Population die in der

daß wir auch hier in der spaltenden F_2 -Generation das nämliche Zahlenverhältnis 25: 50: 25 oder 1: 2: 1 vor uns haben, das wir in unseren beiden ersten Vererbungsfällen kennen gelernt haben. Es ist nun bei *Antirrhinum* außerordentlich leicht, diese theoretische Vermutung oder Erwartung zu verifizieren oder zu kontrollieren. Ich lasse beispielsweise 30 zygomorphe Exemplare der F_2 -Generation sich selbst bestäuben und säe die Samen dieser 30 Exemplare separat aus, also auf 30 Blumenbeeten, auf einem Beet die sämtlichen Samen nur einer Pflanze. Dann konstatiere ich, daß auf 10 Beeten (oder vielleicht auf 8 oder 9 oder 11 oder 12 Beeten) lauter zygomorphe Nachkommenpflanzen wachsen: die Mutterpflanze war homozygotisch zygomorph. Auf den 20 übrigen Beeten — vielleicht ist die Zahl auch etwas größer oder kleiner — treten neben zahlreicheren zygomorph blühenden F_3 -Antirrhinen auch wieder weniger zahlreiche pelorisch blühende Resurgenten auf, die Zygomorphen zu den Pelorien im durchschnittlichen Zahlenverhältnis von 3: 1. Die zygomorphe Form der Blüten dieser 20 Elternpflanzen war eben heterozygotisch und spaltete infolgedessen in der Nachkommengeneration in dem bekannten MENDELSchen Zahlenverhältnis¹⁾.

Wir wollen nun diesen ganzen Zuchtversuch in der älteren MENDELSchen Weise tabellarisch übersichtlich darstellen.

Antagonistische Merkmale (Allelomorpha) sind:

A zygomorphe Blütenform

a pelorische Blütenform.

P_1 -Generation: AA (homozyg zygomorph) \times aa (homozyg pelorisch)

Gameten: A \times a

F_1 -Generation (Zygotenformel): Aa (uniform heterozygotisch zygomorph, komplette Dominanz der zygomorphen Form)

Gameten: $\begin{matrix} \text{♂} \\ A \\ a \end{matrix} \times \begin{matrix} \text{♀} \\ A \\ a \end{matrix}$

F_2 -Generation: $\underbrace{25\% AA + 50\% Aa \text{ (bzw. } aA)}_{75\% \text{ dominantmerkmalige Zygomorphe}}$ $+ 25\% aa$
wovon $\frac{1}{3}$ homozyg und $\frac{2}{3}$ heterozyg homozygotische Resurgenten

¹⁾ Schon DARWIN (Variieren der Tiere und Pflanzen, Bd. II) hat die Kreuzung des pelorischen Löwenmauls (*Antirrhinum majus*) mit der gemeinen zygomorphen Form, und zwar beide reziproke Kreuzungen, vorgenommen. Es ist hochinteressant, heute zu vernehmen, zu was für Resultaten er kam und wie er sie deutete. DARWIN wußte aus eigenen Versuchen, daß das pelorische Löwenmaul bei Selbstbefruchtung konstant ist. Als er die beiden Formen kreuzte, erhielt er auf 2 Beeten kein einziges pelorisches Exemplar. Dasselbe Resultat hatte NAUDIN bei *Linaria* erzielt. Als nun DARWIN die zygomorphen Löwenmaulhybriden der ersten Generation durch Bestäubung untereinander vermehrte, erhielt er unter 127 Sämlingen 88 gemeine (zygomorphe) Löwenmäuler, 2 intermediäre und 37 pelorische. DARWIN deutete den Befund so, daß bei *Antirrhinum* und *Linaria* eine starke latente Neigung vorhanden ist, pelorisch zu werden. Die

Aus dieser theoretischen Entwicklung läßt sich auch haarscharf das Gesetz ableiten, daß die bei einer MENDELSchen monohybriden Kreuzung in der F_2 -Generation auftretenden rezessiven Resurgenten, in unserm Falle die Pelorien, immer samt und sonders homozygotisch, samenbeständig sind. Auch die in der freien Natur auftretenden Pelorien sind immer samenbeständig. Sie können eben als rezessivmerkmalige Formen gar nicht anders als homozygotisch existieren.

Vom Standpunkte der Hypothese des vorhandenen und fehlenden Faktors ist die Formulierung exakt dieselbe. Nur werden die Faktoren anders interpretiert. Etwa in der Annahme, daß die radiäre, pelorische Blütenform zu der unanalysierbaren genotypischen Grundlage von *Antirrhinum* gehört und wohl auch die ursprüngliche Stammform der Blüte war — in folgender Weise:

A ist ein Gen, welches die radiäre, pelorische Blüte zygomorph gestaltet, a bedeutet das Fehlen dieses Gens.

Phylogenetisch werden die meisten modernen Genetiker diese Erblichkeitsercheinungen so deuten, daß zu irgendeiner Zeit in der Vorgeschichte der zygomorphen Scrophulariaceen, als die Blütenform der Vorfahren noch pelorisch war, das Gen für die zygomorphe Blütenform unvermittelt, diskontinuierlich, als Gewinnmutation auftrat. Pelorische Blütenformen können neuerdings in den verschiedenen Gattungen und Arten durch Schwund dieses Gens entstehen: Verlustmutationen.

Wir wollen die Interpretation der Gene A und a , die wir vom Standpunkte der Methode des vorhandenen oder fehlenden Faktors aus vorgenommen haben, sofort noch für eine weitere Verallgemeinerung benutzen, die aber, wir geben es ohne weiteres zu, etwas voreilig ist:

Die MENDELSchen Fälle von Dominanz oder Prävalenz sind so zu erklären, daß eben im heterozygotischen Zustande das vorhandene Gen sich entfaltet, zur Geltung kommt, während das fehlende sich selbstverständlich nicht äußern kann. Man drückt sich, weniger exakt, auch so aus, daß immer der **positive Faktor über sein negatives Allelomorph dominiert**.

Schon bei dem nächsten Fall, den wir nunmehr besprechen wollen, scheint diese Regel in die Brüche zu gehen.

entgegengesetzte Neigung, die normale zygomorphe Struktur zu erlangen, sei aber bei allen pelorischen Pflanzen noch stärker. Also zwei einander entgegengesetzte latente Neigungen. „Bei dem gekreuzten *Antirrhinum* nun erlangte die Neigung, normale oder unregelmäßige Blüten zu produzieren, ähnlich denen des gemeinen Löwenmauls, in der ersten Generation das Übergewicht, während die Neigung zum Pelorismus, welche durch das Dazwischentreten einer Generation an Stärke zu gewinnen schien, bei der zweiten Zahl von Sämlingen in großer Ausdehnung überwog.“

XIV. Ein vierter einfacher Fall echt Mendelscher alternativer Vererbung. Eine monohybride Kreuzung mit vollkommener Dominanz eines negativen Außenmerkmals.

Ich kreuze (LANG) ein hellgelbes, rasserein ungebändertes, jungfräuliches Exemplar einer Gartenschnecke oder auch einer Hainschnecke (*Tachea hortensis* oder *T. nemoralis*) mit einem fünfbändrigen, jungfräulichen Exemplar (Fig. 21 und Taf. I). Ein rasserein (homozygotisch) bänderloses Exemplar verschaffe ich mir am besten aus einer großen *Tachea*-kolonie im Freien, in welcher keine andern als bänderlose Tiere vorkommen. Solche Kolo-

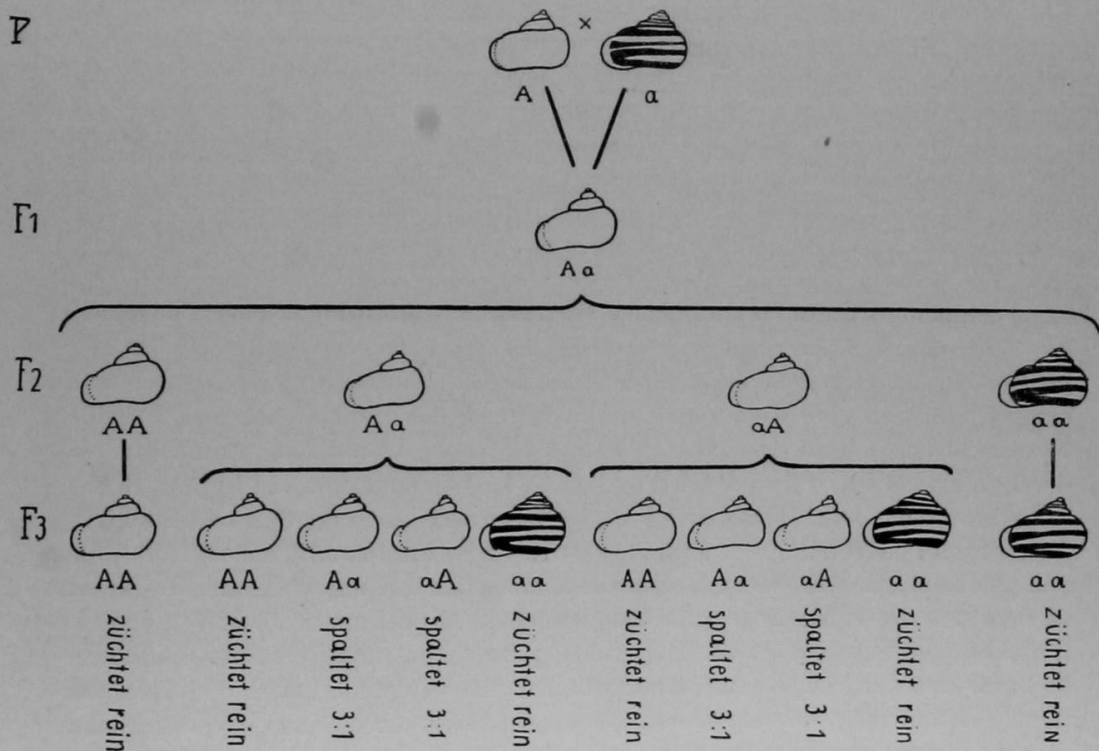


Fig. 21.

Schema der MENDELSpaltung bei einer der LANGschen Schneckenkreuzungen. Aus GOLDSCHMIDT.

nien sind allerdings in vielen Gegenden sehr selten. Dagegen sind alle fünfbänderigen Exemplare, auch solche der gemischtesten Kolonien, ich mag sie sammeln, wo ich will, immer mit Bezug auf die Fünfbänderigkeit rasserein, homozygotisch. Ich brauche also bloß irgendwo eine unerwachsene fünfbänderige *Tachea* zu sammeln und sie einzeln isoliert in einem Zuchtbehälter großzuziehen. Nach der gegenseitigen Paarung (unsere Schnecken sind Hermaphroditen) wird jede Schnecke Eier legen. Aus sämtlichen Eiern, sowohl denjenigen der ungebänderten Mutter, die von „gebänderten“ Spermien befruchtet wurden, wie aus denjenigen der fünfbänderigen Mutter, die von „bänderlosen“ Spermien befruchtet wurden, schlüpfen junge Schnecken aus, die sich ohne alle Ausnahme uniform, normalerweise im Zeit-

raum von 2—4 Jahren, zu geschlechtsreifen gelben ungebänderten Schnecken entwickeln. In der F_1 -Generation dominiert also reinlich und uniform der ungebänderte über den fünfbändrigen Zustand, ein negatives über ein positives Außenmerkmal! (Fig. 21 $F_1 Aa$; Taf. I. Hybridengeneration).

Kreuze ich nun die uniform ungebänderten F_1 -Hybriden untereinander, so erhalte ich eine F_2 -Generation, in welcher nun wieder fünfbändige Resurgenten neben zahlreicheren ungebänderten Exemplaren, und zwar im allgemeinen in einer um so genauer dem Zahlenverhältnis 1 : 3 entsprechenden Ratio auftreten, je zahlreicher die F_2 -Population ist. Auch hier erweisen sich die rezessiven Resurgenten, d. h. die fünfbändigen Varianten, bei der Weiterzucht ausnahmslos als homozygotisch, während fortgesetzte, planmäßige Zuchtversuche den hier mit besonders großen Schwierigkeiten verbundenen Nachweis liefern, daß unter den 75 Prozent dominantmerkmaligen bänderlosen Exemplaren der größere Teil ($\frac{2}{3}$) heterozygotisch, der kleinere Teil ($\frac{1}{3}$) homozygotisch ist (Fig. 21, F_2 - und F_3 -Generation; Tafel I. Zweite und dritte Hybridengeneration). Über die besonderen Schwierigkeiten konsultiere man den speziellen Teil.

Die Tafel I orientiert übersichtlich über den Verlauf dieser Kreuzungen in enger Anlehnung an die ursprüngliche MENDELSche Auffassung solcher Erscheinungen. Aber auch dieser Fall, in welchem sich das Fehlen eines positiven Außenmerkmals gegenüber dem Vorhandensein desselben (Fünfbändigkeit) als dominant erweist, läßt sich vom Standpunkt der Hypothese des vorhandenen und fehlenden Faktors aus sehr wohl darstellen. Wir können nämlich annehmen, daß das Gen für Bänderlosigkeit ein positives Hemmungsgen ist, dessen Vorhandensein die Entwicklung der fünf Bänder verhindert. Die Fünfbändigkeit würde dabei zum unanalysierbaren genotypischen Grundstock der Gattung und Familie gehören, zu dem sich das Hemmungsgen hinzugesellt hat. (Alle Konchyliologen halten den fünfbändigen Zustand in der Helicidenabteilung *Pentataenia*, zu der *Tachea* gehört, für den ursprünglichen.) Die Annahme eines Hemmungsgens als eines positiven Faktors mag auf den ersten Blick gekünstelt erscheinen. Doch erblicken die physiologischen Chemiker hierin keine Schwierigkeit. Sie sagen: ein positives Hemmungsgen kann ebensogut vorkommen, wie ein Antikörper, ein Antitoxin, ein Antiferment, ein Antikatalysator.

Bezeichnen wir das positive Gen, welches die Entwicklung der fünf Bänder verhindert, unterdrückt, mit A und sein Fehlen mit a , so ergibt sich, wie die schematisch-graphische Darstellung in der Figur 21 zeigt, bei der Ableitung der Formeln aus der Formel für die Ausgangskreuzung

AA (Hemmungsgen der Bänderung, \times aa (Fehlen desselben, Fünfbändigkeit)
Bänderlosigkeit)

ganz genau der tatsächliche Verlauf der Kreuzung in der F_1 -, F_2 - und den folgenden Generationen.

Jedenfalls erscheint die provisorische Einführung

des Begriffes von Hemmungsfaktoren im Interesse einer einheitlichen Formulierung der Hybridationserscheinungen als durchaus gerechtfertigt und zulässig.

Nachdem wir nun die vier Haupttypen des Verlaufs einfacher monohybrider Kreuzungen kennen gelernt haben, und bevor wir zu den komplizierteren Verhältnissen des Polyhybridismus kommen, wollen wir noch einige wichtige Betrachtungen etwas heterogener Natur anschließen.

XV. Statistik und alternative Vererbung.

Wir wollen hier vorläufig nur auf einen Punkt aufmerksam machen. Alle vier Vererbungsfälle zeigen, mit wie unreinem Material die bloße Statistik operiert. Für sie sind die heterozygotische *Mirabilissippe* und der stets hybride Stamm der blauen Andalusier den reinen Ausgangsbiotypen, deren Kreuzungsprodukte sie sind, und den mit diesen genotypisch übereinstimmenden homozygotischen Resurgenten der F_2 - und späterer Generationen gleichwertig. Sodann: wenn bei Dominanz eines Außenmerkmals eine F_2 -Population unter den dominantmerkmaligen Varianten einen Drittel homozygotischer und zwei Dritteile heterozygotischer Exemplare aufweist, die sich aber äußerlich nicht unterscheiden lassen, so wirft die Statistik beide genotypisch verschiedenen Sorten in einen Topf. Hier gibt es nur ein Mittel der Analyse: die züchterische. Die auf bloßer Inspektion beruhende Statistik führt zu keinem Resultat. Allein wäre sie nicht imstande und nie dazu gelangt, die MENDELSchen Gesetze zu entdecken.

XVI. Störungen im typischen Verlauf monohybrider Kreuzungen.

Zunächst der BAURSche Fall einer nur in Bastardform lebensfähigen, gelbblättrigen oder gelbweißen sog. „*Aurea* - Varietät“ des Löwenmauls, *Antirrhinum majus* und einer *Aurea* - Varietät von *Pelargonium zonale*. Diese Varietäten sind mendelnde F_1 -Heterozygoten von gelb und grün, bei denen die gelblichweiße Farbe, bedingt durch das Fehlen von Chlorophyll, über grün dominiert. Sie liefern $\frac{1}{4}$ reinrassig grüne, $\frac{1}{4}$ reinrassig gelbe und $\frac{2}{4}$ heterozygotisch gelbe Nachkommen. Die gelben Homozygoten gehen, wenn sie überhaupt keimen, samt und sonders als ganz junge Keimpflänzchen an Chlorophyllmangel zugrunde, so daß der lebenskräftige Bestand der Nachkommenschaft aus $\frac{2}{3}$ gelben Bastarden und $\frac{1}{3}$ reinrassigen grünen Pflanzen besteht.

Auch eine gewisse Sorte von gelben Mäusen (CUÉNOT, DURHAM u. a.) kommt nie homozygotisch, sondern nur heterozygotisch vor. Miteinander gekreuzt, spalten sie in der Nachkommenschaft immer in heterozygotisch gelbe und andersfarbige. Das Zahlenverhältnis würde durch die Annahme erklärt, daß die homozygotisch befruchteten Eier der gelben Mäuse samt und sonders intrauterin degenerieren.

Ich erwähne auch den kürzlich von mir beschriebenen Fall der NÄGELISchen Zucht kurzschwänziger und schwanzloser Mäuse. Die

normalen Langschwänze, ob aus der freien Natur oder aus Reinzuchten oder resurgent aus Kreuzungszuchten, sind immer homozygotisch. Sie sind rassenbeständig. Kurzschwänze gekreuzt mit normalen Langschwänzen zeigen immer das für eine Rückkreuzung charakteristische Verhalten; sie ergeben Kurzschwänze und Langschwänze im Zahlenverhältnis von 1 : 1. Danach wären die Kurzschwänze Heterozygoten. Und in der Tat, untereinander gepaart, zeugen sie eine Majorität Kurzschwänze, sodann eine stattliche Zahl langschwänziger, homozygotischer Resurgenten und sehr selten schwanzlose Exemplare. Diese letzteren sind oft verkümmert und stets untereinander und mit extremen Kurzschwänzen unfruchtbar, so daß es auch nicht möglich ist, eine reine Rasse schwanzloser Mäuse zu züchten. Gekreuzt mit Langschwänzen sind sie beschränkt fruchtbar.

Mit einem ganz ähnlichen Fall, der sich auf die Fruchtfliege (*Drosophila ampelophila*) bezieht, hat uns eben erst (1912) TH. H. MORGAN bekannt gemacht. Bei diesem nunmehr berühmt gewordenen Versuchstiere traten in MORGANS Kulturen zahlreiche Mutationen auf, unter anderen auch eine rudimentärflügelige Form (Fig. 23; vgl. auch Fig. 22 u. 24). Die Zuchtversuche ergaben nun, daß, wenn rudimentärflügelige Weibchen mit rudimentärflügeligen

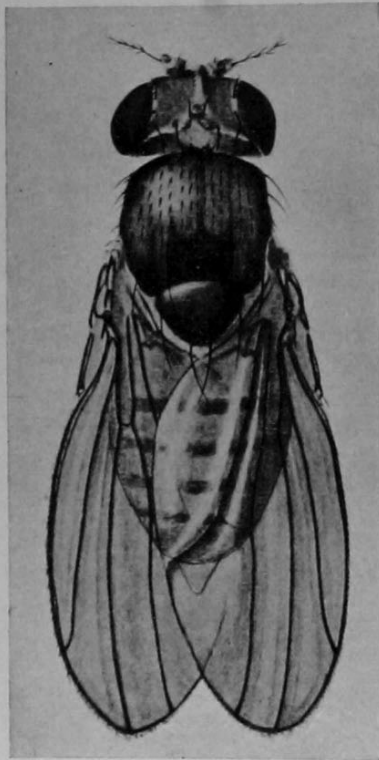


Fig. 22.
Drosophila ampelophila. Ein normal-langflügeliges Weibchen. Nach MORGAN.

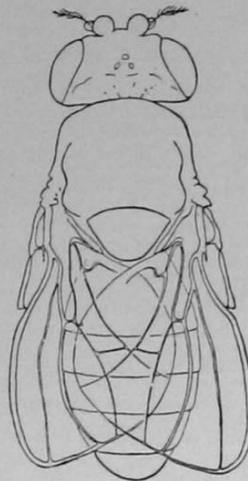


Fig. 23.
Drosophila ampelophila. Ein Männchen mit typisch „rudimentären“ Flügeln. Nach MORGAN.



Fig. 24.
Drosophila ampelophila. Ein Männchen mit typisch „miniatur-rudimentären“ Flügeln. Nach MORGAN.

Männchen gepaart wurden, niemals Nachkommenschaft erzielt werden konnte, obschon mehrere Hundert Paarungen herbeigeführt wurden. Normal langflügelige Weibchen dagegen werden leicht durch Männchen mit rudimentären Flügeln be-

fruchtet, während die reziproke Befruchtung schwieriger gelingt. Mit Ausnahme seltener Männchen mit rudimentären Flügeln (eins auf 300 ♀) werden dann nur normal langflügelige Weibchen gebildet.

XVII. Über das Schicksal von Mutationen in der Nachkommenschaft.

Wir nehmen an, wir hätten es mit dem weitaus häufigsten und nach der Ansicht mancher Forscher bis jetzt allein ganz sicher nachgewiesenen Fall von Verlustmutationen zu tun. Ein Faktor A verschwindet aus dem Faktorenkomplex der Erbmasse einer Anzahl von Gametenbildungszellen (Oogonien oder Spermiogonien) eines Individuums irgendeiner Organismenart. Der Verlust kann ein homozygotischer oder ein heterozygotischer sein. Im ersteren Falle verschwinden beide Faktoren des Faktorenpaares AA . In diesem Falle liefert die betreffende Gametenbildungszelle ausschließlich a -Gameten (mit fehlendem A -Faktor). Im zweiten Falle liefert die betreffende Gametogonie zur Hälfte A -Gameten und zur andern a -Gameten. Haben wir es mit *allopolyploiden* Organismen zu tun, d. h. Organismen, die auf die Fremdbefruchtung angewiesen sind, so ist, da Mutationen erfahrungsgemäß selten sind, mit fast absoluter Sicherheit zu erwarten, daß die mutierten „Verlust-Gameten“ a , wenn sie überhaupt zur Befruchtung gelangen, mit einer normalen Gamete A eines nicht mutierten Individuums zusammentreffen. So werden ausschließlich Heterozygoten entstehen. Das äußere Aussehen dieser Heterozygoten hängt nun von dem Vererbungstypus ab, dem das von der Mutation betroffene Merkmal angehört. Wenn vollkommene Dominanz herrscht, so wird die Mutation auch bei den mutierten heterozygotischen Exemplaren Aa der ersten Nachkommengeneration ebensowenig in die Erscheinung treten als bei dem Elter, d. h. dem Personalteil, dem Soma desselben, von dessen Keimzellenbestand einige oder mehrere oder alle Gametogonien die Mutation erfuhren. Denn die Heterozygoten Aa sind ja äußerlich nicht von den Homozygoten AA verschieden. Die von den mutierten Heterozygoten Aa gebildeten Gameten werden nun durchschnittlich zur Hälfte A -Gameten, zur andern mutierte a -Gameten sein. Die Wahrscheinlichkeit, daß bei der Fremdbefruchtung eine solche a -Gamete mit einer ebenfalls mutierten a -Gamete zusammenkommt, ist nun etwas größer. Trifft dieser immerhin seltene Fall ein, so entsteht die homozygotische, rezessivmerkmalige Verlustmutation aa . Erst diese imponiert nun auch in der äußeren Erscheinung als Mutation, nachdem die Gametenmutation sich zum erstenmal schon innerhalb des großelterlichen Körpers ereignet hatte. Würde z. B. in der freien Natur irgendein Individuum einer *Antirrhinum*-Art durch Verlustmutation einige Gameten bilden, welche den Faktor A für zygomorphe Ausbildung der Blüten verloren hätten, also a -Gameten, und würde eine solche a -Gamete (z. B. ein a -Pollen) das normale A -Ei einer normalen, nicht in „Prämutation“ befindlichen Pflanze befruchten, so würde aus dem befruchteten Ei eine mutierte, heterozygotische Pflanze Aa mit zygomorphen Blüten hervorgehen, welche man äußerlich nicht von einem gewöhnlichen, zygomorphen Löwenmaul unterscheiden könnte. Vielleicht aber würde jetzt ein mutiertes a -Pollenkorn

auf die Narbe einer andern Blüte gelangen, deren Eier ebenfalls mutiert wären. Dann würde bei der Befruchtung ein homozygotisch mutierter *aa*-Samen entstehen, aus dem sich eine *aa*-Pflanze der 2. Generation mit pelorischen Blüten entwickeln würde, eine sprungweise entstandene Verlustmutation, die sich bei Weiterzucht durch Selbstbefruchtung sofort als samenbeständig erweisen würde.

In etwas anderer Weise äußern sich die Verlustmutationen, wenn ein Faktor verloren geht, der im heterozygotischen Zustande, d. h. ohne Paarling, eine intermediäre oder Mosaikausbildung des Außenmerkmals bedingt, wie z. B. die blaß- oder rosarote Blütenfarbe der oben besprochenen *Mirabilis*-Heterozygoten. Wenn hier eine in „Prämutation“ befindliche rotblühende Pflanze *EE* *e*-Gameten bildet, also Verlustgameten und eine solche Gamete, wie bei Fremdbefruchtung zu erwarten wäre, eine *E*-Gamete befruchtet, so entsteht eine *Ee*-Heterozygote, die sich zu einer blaßrotblühenden Pflanze entwickelt. Hier tritt die sprungweise Mutation, äußerlich von dem normalen, rotblühenden Typus unterscheidbar, schon in der ersten Nachkommengeneration in die Erscheinung. Sie ist aber bei Inzucht nicht samenbeständig, sondern spaltet in der nächsten Generation, wie wir schon wissen, in rotblühende Homozygoten, rosablühende Heterozygoten und weißblühende Homozygoten im durchschnittlichen Zahlenverhältnis von 1:2:1. Es tritt also in dieser zweiten Generation eine scheinbar neue Mutation, die weißblühende (*aa*), durch Kombination von zwei mutierten Gameten, auf. Diese homozygotische Verlustmutation erweist sich natürlich bei Inzucht oder Selbstbefruchtung als samenbeständig, rasserein.

Der Leser mag nun leicht die begonnenen Gedankengänge nach verschiedenen Richtungen hin weiter verfolgen.

XVIII. Die Nachkommenschaft von Heterozygoten in späteren Generationen bei fortgesetzter Selbstbefruchtung (Autogamie).

Die Beantwortung dieser Frage ist für die Behandlung verschiedener biologischer Probleme besonders entwicklungstheoretischer Natur von erheblicher Bedeutung. Schon MENDEL (Neue Ausgabe von TSCHERMAK, 1901, S. 17) hat sie für den einfachsten Fall monohybrider Heterozygoten (*Aa*) genau und jedem verständlich beantwortet, so daß wir nichts Besseres tun können, als seine kurze Darstellung wiederzugeben. Sie lautet:

„Die von GÄRTNER, KÖLREUTER und Anderen gemachte Wahrnehmung, daß Hybriden die Neigung besitzen, zu den Stammarten zurückzukehren, ist auch durch die besprochenen Versuche bestätigt. Es läßt sich zeigen, daß die Zahl der Hybriden [Heterozygoten L.], welche aus einer Befruchtung stammen“ [— es gilt dies nur für Selbstbefruchtung, L. —], „gegen die Anzahl der konstant gewordenen Formen [— Homozygoten L. —] und ihrer Nachkommen von Generation zu Generation um ein Bedeutendes zurückbleibt, ohne daß sie jedoch ganz verschwinden könnten. Nimmt man durchschnittlich für alle Pflanzen in allen Generationen eine gleich große Fruchtbarkeit an, erwägt man ferner, daß jede Hybride Samen bildet, aus denen zur Hälfte wieder Hybriden hervorgehen, während die andere Hälfte mit beiden Merkmalen zu gleichen Teilen konstant [— homozygotisch L. —] wird,

so ergeben sich die Zahlenverhältnisse für die Nachkommen in jeder Generation aus folgender Zusammenstellung, wobei A und a wieder die beiden Stammerkmale und Aa die Hybridform bezeichnet. Der Kürze wegen möge die Annahme gelten, daß jede Pflanze in jeder Generation nur 4 Samen bildet.

Generation	A	Aa	a	in Verhältnis gestellt:
				$A : Aa : a$
1	1	2	1	1 : 2 : 1
2	6	4	6	3 : 2 : 3
3	28	8	28	7 : 2 : 7
4	120	16	120	15 : 2 : 15
5	496	32	496	31 : 2 : 31
n				$2^n - 1 : 2 : 2^n - 1$

In der 10. Generation z. B. ist $2^n - 1 = 1023$. Es gibt somit unter je 2048 Pflanzen, welche aus dieser Generation hervorgehen, 1023 mit dem konstanten dominierenden, 1023 mit dem rezessiven Merkmale und nur 2 Hybriden.“

MENDEL selbst macht keinen Vorbehalt für die Gültigkeit dieser Darstellung. Sie gilt jedoch nur für Selbstbefruchtung und, wie wir im nächsten Abschnitt sehen werden, keineswegs für Fremdbefruchtung.

Der Satz, daß die Zahl der Heterozygoten bei autogamen Organismen mit zunehmender Zahl der Generationen im Vergleich zu den Homozygoten rasch abnimmt, so daß sie in der freien Natur, wo sich ja durchschnittlich von der Nachkommenschaft je eines Individuums nur ein Individuum erhält, sehr rasch ganz verschwinden, gilt nicht nur für Monohybride, sondern ebenso gut für Polyhybride, wenn die Zahl der Faktorenpaare nicht allzugroß ist.

EAST und HAYES haben gezeigt, daß die wahrscheinliche Zahl von Homozygoten und jeder einzelnen besonderen Klasse von Heterozygoten bei einer beliebigen Generation r gefunden wird, wenn man den Binomialausdruck $[1 + (2^r - 1)]^n$ entwickelt, wo n die Zahl der Faktorenpaare (Paare von Allelomorpha) darstellt.

H. S. JENNINGS hat folgende Formeln begründet:

- n = Zahl der aufeinanderfolgenden Selbstbefruchtungen (Generationen)
- m = Zahl der Faktorenpaare
- x = Die proportionale Zahl der mit Bezug auf sämtliche Faktoren homozygotischen Individuen.
- y = Die Verhältniszahl der mit Bezug auf alle Faktoren heterozygotischen Individuen.
- z = Die Verhältniszahl der Individuen einer Generation, die mit Bezug auf einen Teil der Faktoren homozygotisch, mit Bezug auf einen andern jedoch heterozygotisch sind, welche also homo- und heterozygotische Faktorenpaare gemischt enthalten.
- v = Die relative (verhältnismäßige) Gesamtsumme aller Individuen, welche überhaupt heterozygotische Faktorenpaare enthalten, also aller Individuen mit nur heterozygotischen und aller Individuen mit wenigstens teilweise heterozygotischen Faktorenpaaren; $v = y + z$.

Erste Formel: $x = \left(\frac{2^n - 1}{2^n}\right)^m$

Zweite Formel: $y = \left(\frac{1}{2}\right)^{mn}$

Dritte Formel: $z = 1 - (x + y)$

Vierte Formel: $v = 1 - x = \left(\frac{2mn - (2^n - 1)}{2^{mn}}\right)^m$

Wir führen mit JENNINGS ein Beispiel an. Wir nehmen 20 Faktorenpaare und 20 aufeinanderfolgende Selbstbefruchtungen an. Dann ist

$$x = \left(\frac{2^{20} - 1}{2^{20}}\right)^{20} = \left(\frac{1\,048\,575}{1\,048\,576}\right)^{20} = \log. 9.9999957 = 0.999998$$

D. h. nach 20 aufeinanderfolgenden Selbstbefruchtungen würden unter einer Million Individuen alle mit Ausnahme von bloß zweien vollkommen, d. h. mit Bezug auf alle 20 Faktorenpaare, homozygotisch sein.

Daß bei fortgesetzter Selbstbefruchtung in der Nachkommenschaft von Heterozygoten in wenigen Generationen die Heterozygoten selbst tatsächlich bald vollständig verschwinden müssen und sich nur die abspaltenden (eventl. resurgenten) Homozygoten erhalten, sich also lauter reine Rassen herausdifferenzieren, ist vielleicht in der Geschichte autogamer Biotypen ein sehr wichtiger Faktor gewesen (NILSSON-EHLE). Wenn z. B. eine Mutation zuerst, wie das von vornherein wahrscheinlich ist, heterozygotisch auftrat, so werden in der Nachkommenschaft sehr bald nur die abspaltenden reinen, homozygotischen Biotypen vertreten gewesen sein. So sind wohl die zahlreichen, verschiedenen, reinen Stämme autogamer Getreidearten entstanden.

XIX. Das Schicksal eines gegebenen Zahlenverhältnisses der Phänotypen einer gemischten Population von Fremdbefruchtern (allogamen Organismen) in späteren Nachkommenpopulationen bei Panmixie.

Diese Frage ist noch viel wichtiger als die eben besprochene. Nehmen wir an, wir hätten aus der Kreuzung von zwei reinen allogamen Sippen von Wassertieren, einer schwarzen AA und einer weißen aa , eine F_2 -Generation gezogen. Schwarz sei komplett dominant über weiß. Die F_2 -Population zeige das für Monohybridismus und komplette Dominanz charakteristische MENDELSche Zahlenverhältnis von 3 (schwarz) zu 1 (weiß aa). Von den schwarzen sei ein Drittel homozygotisch schwarz (AA) und zwei Drittel heterozygotisch schwarz (Aa). Wir setzen nun diese Population in einem großen Wasserbehälter aus, welcher noch nicht mit Vertretern dieser Tierart bevölkert ist und sorgen stetsfort für reichliche Nahrung, überlassen sie aber im übrigen ihrem Schicksal. Wir nehmen ferner an, daß die Männchen und Weibchen eines jeden Genotypus (AA , Aa und aa) prozentualisch gleich zahlreich sind, daß alle Weibchen gleichviel Eier und alle Männchen gleichviel Spermien ins Wasser entleeren, wo die Befruchtung stattfindet. Es herrsche Panmixie, d. h. Vermischung aller mit allen. Alle Eier aller Weibchen der vier Typen könnten gleichmäßig von allen Spermien aller Männchen aller vier Typen aufgesucht und befruchtet werden und alle befruchteten Eier

entwickeln sich durchschnittlich gleich gut und gleich schnell weiter zu gleich zahlreichen Männchen und Weibchen. Beide Phänotypen, der schwarze und der weiße, seien gleich gesund und gleich gut geschützt, so daß nicht etwa die Sterblichkeit infolge irgendwelcher äußerer oder innerer Ursachen bei dem einen Typus größer wäre als bei dem andern; nehmen wir auch an, die Elterngeneration sterbe jeweilen ab, bevor die Filialgeneration geschlechtsreif wird. Wenn wir nun die Population, die diesen Bedingungen genügt (1 *AA* homozyg schwarz; 2 *Aa* heterozyg schwarz; 1 *aa* homozyg weiß), sich selbst überlassen und sich jahrelang und viele Generationen hindurch in dem ausgedehnten Behälter unter den günstigsten Verhältnissen vermehren lassen, so daß schließlich ein riesiger Bestand von Nachkommen das Vivarium bevölkert, welches wird die Zusammensetzung dieser Nachkommenschaft und in welchem Zahlenverhältnis werden die einzelnen vorhandenen Typen in der Population vertreten sein?

Bis in die neueste Zeit ist diese Frage, ohne nähere Prüfung, man muß gewiß sagen, etwas gedankenlos, vielfach dahin beantwortet worden, daß jedenfalls die rezessiven weißen, prozentualisch stark zurückgegangen, wenn nicht ganz ausgestorben sein werden, daß also die dominantmerkmalligen Schwarzen ganz vorherrschen.

Diese Ansicht ist gründlich falsch. In Wirklichkeit wird sich in jeder Generation das Zahlenverhältnis der Ausgangsgeneration $\left(\frac{1+2}{3}:1\right)$ wiederholt haben und es wird dieses Zahlenverhältnis auch in der Schlussgeneration nachzuweisen sein, von den sich ausgleichenden Zufallsabweichungen in den aufeinanderfolgenden Generationen abgesehen. Dies ist, für den einfachsten Fall dargestellt, der **Satz vom konstanten Zahlenverhältnis aller Genotypen einer Population bei Panmixie**. Er läßt sich für diesen einfachsten Fall auch in der einfachsten Art beweisen.

Wir stellen uns vor, daß wir Selbstbefruchtung vornehmen. Wir wählen ein homozygotisch schwarzes Männchen *AA*. Dieses bildet lauter „schwarze“ Spermien *A*. Wir wählen auch ein solches Weibchen. Dieses bildet lauter „schwarze“ Eier *A*. Sodann benutzen wir zwei heterozygotisch schwarze Männchen *Aa* und zwei ebensolche Weibchen und wählen dazu Exemplare einer *F*₁-Generation die ja uniform heterozygotisch schwarz ist. Von den Gameten dieser Heterozygoten *Aa* ♂♂ und ♀♀ wird die Hälfte „schwarz“ *A*, die andere „weiß“ *a* sein. Schließlich suchen wir uns auch ein reifes, weißes Pärchen (*aa*) aus. Dieses wird lauter „weiße“ Gameten produzieren. Wir entnehmen nun jedem der 4 reifen Weibchen ein gleich großes Quantum, sagen wir 100, Eier und jedem der 4 Männchen ein gleich großes Quantum Sperma, sagen wir 100 000, Spermien und bringen in einem Wasserbehälter alle Eier mit allen Spermien zusammen, wobei wir sorgfältigst auf eine vollkommene Vermengung und Vermischung aller 8 Gametenportionen Bedacht nehmen. Die Vereinigung von je einem Ei mit je einem Spermium zur Befruchtung bleibt also ganz dem Zufall preisgegeben. Was bei dieser Zufalls-Massenbesamung und Befruchtung stattfindet, läßt sich in folgender Weise darstellen:

Eltern: $(1 \text{ ♂ } AA + 2 \text{ ♂ } Aa + 1 \text{ ♂ } aa) \times (1 \text{ ♀ } AA + 2 \text{ ♀ } Aa + 1 \text{ ♀ } aa)$

Gameten: $(100000 \text{ ♂ } A + 100000 \text{ ♂ } A + 100000 \text{ ♂ } a + 100000 \text{ ♂ } a)$
 $\times (100 \text{ ♀ } A + 100 \text{ ♀ } A + 100 \text{ ♀ } a + 100 \text{ ♀ } a)$

oder vereinfacht, da ein jedes Ei nur von einem Spermium befruchtet wird,

Gameten: $(100 \text{ ♂ } A + 100 \text{ ♂ } A + 100 \text{ ♂ } a + 100 \text{ ♂ } a)$
 $\times (100 \text{ ♀ } A + 100 \text{ ♀ } A + 100 \text{ ♀ } a + 100 \text{ ♀ } a)$

oder noch mehr vereinfacht, jede Reihe durch 100 dividiert und die Glieder der männlichen Reihe mit arabischen, die der weiblichen mit römischen Nummern bezeichnet:

Gameten: $(\overset{1}{\text{♂ } A} + \overset{2}{\text{♂ } A} + \overset{3}{\text{♂ } a} + \overset{4}{\text{♂ } a}) \times (\overset{\text{I}}{\text{♀ } A} + \overset{\text{II}}{\text{♀ } A} + \overset{\text{III}}{\text{♀ } a} + \overset{\text{IV}}{\text{♀ } a})$

Wir erhalten nun offenbar alle Kombinationen (Zygoten) im richtigen Zahlenverhältnis, wenn wir jedes Glied der ersten (männlichen) Reihe mit jedem Glied der zweiten (weiblichen) Reihe multiplizieren (Befruchtung):

Zygotentabelle:

	$1 \times \text{I}$	$1 \times \text{II}$	$1 \times \text{III}$	$1 \times \text{IV}$
	AA	AA	Aa	Aa
$2 \times \text{I}$	$2 \times \text{II}$	$2 \times \text{III}$	$2 \times \text{IV}$	
$+ AA$	$+ AA$	$+ Aa$	$+ Aa$	
$3 \times \text{I}$	$3 \times \text{II}$	$3 \times \text{III}$	$3 \times \text{IV}$	
$+ aA$	$+ aA$	$+ aa$	$+ aa$	
$4 \times \text{I}$	$4 \times \text{II}$	$4 \times \text{III}$	$4 \times \text{IV}$	
$+ aA$	$+ aA$	$+ aa$	$+ aa$	

Ziehe ich diese Reihe von Produkten (Zygoten) zusammen, wobei ich daran denke, daß Aa gleichbedeutend ist mit aA , so erhalte ich folgende abgekürzte Reihe:

$$4 AA + 8 Aa + 4 aa$$

oder alle 3 Glieder durch 4 dividiert das Zahlenverhältnis:

$$1 AA + 2 Aa + 1 aa$$

homozyg schwarz heterozyg schwarz homozyg weiß,

also dieselben Genotypen im nämlichen Zahlenverhältnis wie bei der kleinen Elternpopulation, natürlich jeder Genotypus vertreten durch Männchen und Weibchen ebenfalls im normalen Zahlenverhältnis der Sippe.

Was hier für eine Generation gezeigt worden ist, das gilt natürlich, wenn dieselben Bedingungen fort dauern, auch für alle folgenden Generationen.

Der wichtige Satz von der konstanten Zusammensetzung einer von Heterozygoten abgeleiteten spaltenden Population bei Panmixie und unter der weiteren Bedingung, daß nicht Einwanderung fremder Elemente zu neuen Kreuzungen führt, hat aber, wie von verschiedenen Autoren (PEARSON, HARDY, WEINBERG u. a.) gezeigt worden ist, viel allgemeinere Gültigkeit. Er gilt zunächst auch für alle Fälle des Polyhybridismus; und er gilt auch für alle jene Fälle, wo die Eltern generation noch lebt, während schon die Filial generation, oder gar die Enkel generation oder spätere Generationen geschlechtsreif geworden sind und Paarungen zwischen Individuen verschiedener Generationen stattfinden. Er gilt aber auch, wenn das tatsächliche Zahlenverhältnis der verschiedenen Typen in einer versuchsweise zusammengestellten Ausgangs population von den bekannten theoretischen Zahlenverhältnissen der F_2 -Generation bei Mono-, Di-, Polyhybridismus und von

komplizierteren Zahlenverhältnissen in ganz beliebiger Weise abweicht. Wählen wir z. B. zur panmiktischen Fortpflanzung anstatt: 1 Ex. ♂ AA , 1 Ex. ♀ AA , 2 Ex. ♂ Aa , 2 Ex. ♀ Aa , 1 Ex. ♂ aa , 1 Ex. ♀ aa , wie wir das in dem oben ausgerechneten Falle getan haben, 2 ♂ AA , 2 ♀ AA , 1 ♂ Aa und 1 ♀ Aa , so werden wir, wie BAUR leicht ausrechnen konnte, in der nächsten Generation schwarze Homozygoten (AA), schwarze Heterozygoten (Aa) und resurgente, weiße Homozygoten (aa) erhalten, im Zahlenverhältnis 25 : 10 : 1, und dieses Verhältnis wird in den folgenden Generationen unter der Voraussetzung großer Populationen unverändert bleiben. Sehr große Populationen werden überhaupt für die Gültigkeit des Satzes vorausgesetzt. Würde etwa durch irgendein zufälliges Ereignis eine große Population, in welcher das Zahlenverhältnis 25 AA : 10 Aa : 1 aa herrscht, auf eine ganz kleine Population von wenigen Individuen mit dem Zahlenverhältnis 7 AA : 5 Aa : 2 aa reduziert, die sich nun panmiktisch sehr ergiebig vermehren würde, so würde sich selbstverständlich in allen sukzessiven, in sehr großer Individuenzahl auftretenden Generationen das neue Zahlenverhältnis 7 AA : 5 Aa : 2 aa anstatt des ursprünglichen 25 AA : 10 Aa : 1 aa innerhalb der Grenzen der Fehlergesetze konstant erhalten.

XX. Ein einfachstes Beispiel der Bestimmung der Veränderung des Zahlenverhältnisses in den aufeinanderfolgenden Generationen bei fortgesetzter strenger Ausmerzung (Selektion) eines Biotypus für den Fall vollkommener Dominanz.

A (z. B. schwarz) sei vollkommen dominant über a (weiß). Wir kreuzen AA mit aa und erhalten in der F_2 -Generation eine Population von schwarzen und weißen im Zahlenverhältnis 3 : 1. Von den schwarzen ist ein Drittel homozygotisch AA und zwei Drittel sind heterozygotisch Aa . Das genotypische Zahlenverhältnis ist eben

$$1 AA : 2 Aa : 1 aa$$

oder phänotypisch: 3 schwarz : 1 weiß.

Wir eliminieren nun alle rezessiven, weißen Resurgenten und lassen keinen einzigen zur Paarung zu. Die schwarzen aber lassen wir sich panmiktisch fortpflanzen. Welches wird dann das Zahlenverhältnis der schwarzen und weißen in der großen F_3 -Population sein? Und welches wird dieses Zahlenverhältnis in den weiteren Generationen sein, wenn wir stets alle weißen Resurgenten eliminieren, die schwarzen Homo- und Heterozygoten aber sich wahllos untereinander paaren lassen? PRZIBRAM hat hierfür die leicht zu ermittelnde Formel

$$(n^2 - 1) \text{ Dominante} : 1 \text{ Rezessiv}$$

aufgestellt, wobei n den Index der Filialgeneration bedeutet, also n bei $F_2 = 2$, bei $F_3 = 3$, bei $F_4 = 4$ ist usw.

Wir wollen die Formel auf unsern Fall A = schwarz, a = weiß anwenden.

Zahlenverhältnis der

$$F_2\text{-Generation} = (n^2 - 1) : 1 = (2^2 - 1) \text{ schwarz} : 1 \text{ weiß} = 3 \text{ schwarz} : 1 \text{ weiß}$$

$$F_3\text{-Generation} = (n^2 - 1) : 1 = (3^2 - 1) \text{ schwarz} : 1 \text{ weiß} = 8 \text{ schwarz} : 1 \text{ weiß}$$

$$F_4\text{-Generation} = (n^2 - 1) : 1 = (4^2 - 1) \text{ schwarz} : 1 \text{ weiß} = 15 \text{ schwarz} : 1 \text{ weiß}$$

usw.

Die weißen werden also theoretisch wohl nie, tatsächlich sehr bald aussterben.

Wir wollen das Zahlenverhältnis für die F_3 - und F_4 -Generation auf dem oben befolgten, gemeinverständlichen Wege berechnen. Wenn wir aus der F_2 -Generation die weißen aa eliminieren, so bleiben zur panmiktischen Paarung übrig homozygotisch und heterozygotisch schwarze Männchen und Weibchen, die Homozygoten zu den Heterozygoten im Zahlenverhältnis 1 : 2. Also

$$\begin{array}{lcl}
 F_2\text{-Eltern:} & (1 \text{ ♂ } AA + 2 \text{ ♂ } Aa) & \times (1 \text{ ♀ } AA + 2 \text{ ♀ } Aa) \\
 \text{Gameten:} & (\overset{1}{\text{♂ } A} + \overset{2}{\text{♂ } A} + \overset{3}{\text{♂ } a}) & \times (\overset{I}{\text{♀ } A} + \overset{II}{\text{♀ } A} + \overset{III}{\text{♀ } a}) \\
 F_3\text{-Zygoten:} & \begin{array}{l}
 \overset{1 \times I}{AA} + \overset{1 \times II}{AA} + \overset{1 \times III}{Aa} \\
 \overset{2 \times I}{AA} + \overset{2 \times II}{AA} + \overset{2 \times III}{Aa} \\
 \overset{3 \times I}{aA} + \overset{3 \times II}{aA} + \overset{3 \times III}{aa}
 \end{array}
 \end{array}$$

Ziehen wir zusammen, so erhalten wir $4 AA + 4 Aa + 1 aa$
 $8 \text{ schwarze} = (3^2 - 1) : 1 \text{ weiß.}$

Eliminieren wir wiederum die weißen. Wie ermitteln wir dann das Zahlenverhältnis für die F_4 -Generation? Offenbar indem wir die beiden nachfolgenden Reihen, jedes Glied der einen mit jedem Glied der andern, multiplizieren:

$$\begin{array}{lcl}
 F_3\text{-Eltern:} & (1 \text{ ♂ } AA + 1 \text{ ♂ } Aa) & \times (1 \text{ ♀ } AA + 1 \text{ ♀ } Aa) \\
 \text{Gameten:} & (\overset{1}{\text{♂ } A} + \overset{2}{\text{♂ } A} + \overset{3}{\text{♂ } a}) & \times (\overset{I}{\text{♀ } A} + \overset{II}{\text{♀ } A} + \overset{III}{\text{♀ } a}) \\
 & = \begin{array}{l}
 \overset{1 \times I}{(3 \text{ ♂ } A + 1 \text{ ♂ } a)} \\
 \overset{1 \times II}{\quad \quad \quad} \overset{2 \times I}{\quad \quad \quad} \overset{2 \times II}{\quad \quad \quad}
 \end{array} & \times \begin{array}{l}
 \overset{I}{(3 \text{ ♀ } A + 1 \text{ ♀ } a)} \\
 \overset{II}{\quad \quad \quad} \overset{III}{\quad \quad \quad}
 \end{array} \\
 \text{Zygoten:} & = 9 AA + 3 Aa + 3 aA + 1 aa \\
 & = \underbrace{9 AA + 6 Aa + 1 aa}_{15 \text{ schwarz} : 1 \text{ weiß.}} & \text{Wie oben.}
 \end{array}$$

Wir haben nun offenbar gleichzeitig auch die Formel zur Berechnung des Zahlenverhältnisses der dominanten Homozygoten zu den dominantmerkmaligen Heterozygoten aufgefunden. Denn wenn das Zahlenverhältnis

in der F_2 -Generation ist $1 AA : 2 Aa$
 und in der F_3 -Generation $4 AA : 4 Aa$
 und in der F_4 -Generation $9 AA : 6 Aa$, so wird es offenbar sein
 in der F_5 -Generation $16 AA : 8 Aa$
 und in der F_n -Generation $(n - 1)^2 AA : [(n^2 - 1) - (n - 1)^2] Aa$,
 z. B. in der F_{10} -Generation $81 AA : 18 Aa$.

Der Leser merkt nun sofort, daß die Vorausberechnung der Veränderung des Zahlenverhältnisses des dominantmerkmaligen Phänotypus zu dem rezessiven, homozygotischen Typus z. B. bei regelmäßiger Ausschaltung eines

bestimmten Prozentsatzes der Dominanten nicht so leicht ist. Wollte ich etwa die dominantmerkmalligen Heterozygoten (zwei Drittel der Dominanten) eliminieren, so würde ich auf die praktische Schwierigkeit stoßen, daß die schwarzen Heterozygoten sich ja äußerlich nicht von den schwarzen Homozygoten unterscheiden lassen. Ich müßte vorher jedes einzelne Exemplar kreuzungsanalytisch auf seine verborgene Konstitution prüfen. Das würde aber z. B. bei den zahlreichen Tieren, die sich nur einmal in ihrem Leben fortpflanzen, nichts helfen.

Angenommen, wir eliminieren in jeder Generation einen Drittel der Dominanten aufs Geratewohl und lassen den Rest sich panmiktisch fortpflanzen, läßt sich dann das Zahlenverhältnis der Dominanten zu den Rezessiven für jede einzelne Nachkommengeneration voraussagen? Die Antwort lautet: Gewiß, doch unter der Bedingung, daß ich mit sehr großen Populationen arbeite. Wenn ich z. B. aus einer Population von 3000 äußerlich ununterscheidbaren, schwarzen Dominanten, von denen in Wirklichkeit 1000 Ex. Homozygoten (AA) und 2000 Heterozygoten (Aa) sind, aufs Geratewohl 1000 Exemplare eliminiere, so wird unter den zurückbleibenden 2000 Exemplaren aller Voraussicht nach recht exakt das Zahlenverhältnis 1:2 erhalten bleiben, und ich kann mit annähernder Sicherheit das Resultat der panmiktischen Paarung der Population von 2000 schwarzen Dominanten ($\frac{1}{3} AA$, $\frac{2}{3} Aa$) und 1000 weißen Rezessiven vorausberechnen. Hätte ich aber nur eine ganz kleine Population zur Verfügung, sagen wir 9 dominantschwarze Männchen (3 AA und 6 Aa) und 9 dominantschwarze Weibchen (3 AA und 6 Aa) und würde ich 6 Männchen und 6 Weibchen aufs Geratewohl zur Zucht auswählen, so könnte es der Zufall leicht herbeiführen, daß von den 6 gewählten Männchen 5 heterozygotisch und sogar alle 6 Weibchen heterozygotisch wären. Dann würde bei der panmiktischen Paarung dieser Population von 6 schwarzen Männchen, 6 schwarzen Weibchen, 3 weißen Männchen und 3 weißen Weibchen selbstverständlich in der Filialgeneration ein von demjenigen sehr stark abweichendes Zahlenverhältnis auftreten, das man bei Verwendung großer Populationen erhalten hätte.

Wir wollen uns hier mit diesen elementaren Andeutungen begnügen.

XXI. Einfache Fälle von Polyhybridismus.

Über den Di-, Tri- usw. und Polyhybridismus bei alternativer Vererbung will ich mich hier ganz kurz fassen. In den speziellen Abschnitten wird oft genug davon die Rede sein. Es ist ein Hauptresultat der MENDELSchen Forschung, daß auch in diesen Fällen die erbeinheitlichen Merkmale, oder besser gesagt: ihre Gene, sich autonom, unabhängig verhalten. Ich kann sie bei der Kreuzung frei kombinieren und aus den Bastarden bei Inzucht oder Selbstbefruchtung oder durch Rückkreuzung wieder trennen oder abspalten. Habe ich die Dominanzverhältnisse ermittelt, habe ich festgestellt, wie ein Merkmalspaar heterozygotisch aussieht, so kann ich die Zusammensetzung und das Zahlenverhältnis der einzelnen Kombinationen für die F_2 , F_3 , F_4 usw. Generation vorausberechnen.

Und die Fälle der tatsächlichen Übereinstimmung der Zuchtergebnisse mit der theoretischen Berechnung innerhalb der Fehlergrenzen sind jetzt schon außerordentlich zahlreich. Ein einfacher Fall von Dihybridismus ist auf Tafel II für zwei reine Sippen von *Zea Mays*, die sich durch zwei mendelnde Merkmale unterscheiden, dargestellt (nach CORRENS). Die Erklärung findet sich auf der Tafel selbst. Sie benutzt die ursprüngliche MENDELSche Auffassung der Verhältnisse. Bei der einen reinen Sippe (*coeruleodulcis*) sind sämtliche Körner der Kolben blau und runzlig. Bei der andern (*Zea Mays alba*) annähernd weiß und glatt. Blau dominiert fast vollkommen über weiß und glatt über runzlig. Kreuze ich die beiden reinen Sippen miteinander, so entsteht eine F_1 -Generation, bei der sämtliche Kolbensämtlicher Individuen lauter mehr oder weniger blaue und lauter glatte Körner tragen. Auch in diesem Falle von Dihybridismus ist die F_1 -Generation uniform. Wenn wir nun die F_1 -Generation durch Inzucht vermehren, so entsteht eine F_2 -Generation, welche spaltet und in charakteristischer Weise multiform ist. Die Maispflanze ist in dieser Richtung besonders demonstrativ, weil sie eine zahlreiche Variantenpopulation, die Körner eines Kolbens, nebeneinandergereiht, dem Auge übersichtlich darbietet. Ich entdecke nun auf einem solchen F_2 -Kolben 4 Sorten von Körnern, nämlich neben den uns schon bekannten blau-glatten, blau-runzigen und weiß-glatten auch weiß-runzlige, und zwar, wovon ich mich durch eine statistische Untersuchung zahlreicher F_2 -Kolben überzeuge, im durchschnittlichen Zahlenverhältnis 9 : 3 : 3 : 1. In einem bestimmten Fall war das

empirische Verhältnis bei zusammen 535 Körnern in pro mille umgerechnet =	565	176	191	68
die theoretische Erwartung (9 : 3 : 3 : 1) =	562,5	187,5	187,5	62,5

Züchtet man diese 4 Sorten von Körnern, von „Spaltungsprodukten“, bei Inzucht weiter, so kann man konstatieren, daß bei jeder Sorte mit Ausnahme der letzten wieder vorwiegend Spaltungserscheinungen auftreten. Nur wenige Befruchtungen ergeben eine konstante Nachkommenschaft. Die letzte Kategorie hingegen, welche die geringste Frequenz aufweist, die weißrunzigen Körner, welche die beiden rezessiven Merkmale weiß und runzlig vereinigen, erweist sich als vollkommen samenbeständig, selbstverständlich weil beide rezessiven Merkmale, weiß und runzlig, homozygotisch vorkommen und nur so vorkommen können, denn wären diese Merkmale heterozygotisch, so wären die Körner eben nicht weiß, sondern blau und nicht runzlig, sondern glatt.

Bei der hier besprochenen dihybriden Kreuzung findet sich das dominante Merkmal des einen Paares (blau) bei der einen reinen, elterlichen Sippe (*coeruleodulcis*), das dominante Merkmal des andern Paares von Allelomorpha (glatt) bei der andern Elternsippe. In der F_1 -Generation müssen deshalb beide Merk-

male blau und glatt vereinigt in die Erscheinung treten. Durch Kombination ist eine neue, allerdings heterozygotische Form, die blauglatte, ein Kreuzungsnovum, entstanden.

Wir wollen nun noch einen Fall erwähnen, wo bei Dihybridismus die dominanten Merkmale beider Allelomorphenpaare bei dem einen elterlichen, reinen Biotypus und die beiden rezessiven Merkmale bei dem andern vorkommen. Wir wollen zugleich Symbole einführen und Formeln entwickeln und uns dabei der Hypothese des vorhandenen und fehlenden Faktors bedienen.

Ich nehme an, ich kreuze eine homozygotische, ungebänderte, rote Sippe von *Tachea hortensis* oder *T. nemoralis* mit einer homozygotischen, gelben, einbändrigen Sippe (mit Band 3). (Die abweichenden Erbliehkeitsverhältnisse einer besonderen Form der roten Gehäusefarbe der Tacheen werden im speziellen Teil behandelt.) Roterweist sich als reinlich dominant über weiß und die Bänderlosigkeit als reinlich dominant über die Bänderung. Die Gene beider Merkmalspaare sind heterogen, d. h. die Gene des einen Paares beeinflussen die äußere Erscheinung nicht, welche von den Genen des anderen bedingt wird. Die Schalenfarbe hat hier keinen Einfluß auf die Bänderung, ebenso wenig wie bei unserer dihybriden Maiskreuzung die runzlige oder glatte Form der Maiskörner (bzw. ihre Gene) ihre Farbe beeinflußt.

A sei das Gen für rote Schalenfarbe, *a* bedeute das Fehlen dieses Gens.
Es tritt die zugrunde liegende gelbe Schalenfarbe zutage.

B sei das Hemmungsgen der Bänderung, *b* das Fehlen dieses Gens. Es tritt ein Band (Band 3) auf der Schale auf.
(Schale ungebändert)

Wir wollen nun auch gleichzeitig den Verlauf unserer dihybriden Maiskreuzung mit der Methode des vorhandenen und fehlenden Faktors darstellen. Die glatten Maiskörner (glatt ist dominant) enthalten Stärke im Nährgewebe (Endosperm), die im getrockneten Zustande runzlichen dagegen Dextrin. Wir nehmen an, daß die glattkörnige Rasse einen Faktor besitze, welcher Dextrin in Stärke umwandle, und daß dieser Faktor der glattkörnigen Rasse fehle.

A sei der Faktor für blau, *a* bedeute das Fehlen dieses Faktors.
Das Korn erscheint dann weißlich.

B sei der Faktor für Dextrinumwandlung, *b*, es fehlt dieser Faktor. Das dextrinhaltige Korn ist im trockenen Zustande runzlig.
Das stärkehaltige Korn ist dann glatt.

Auf unserer Tafel II ist Blau mit *B* (weiß mit *w*) und Glatt mit *G* (runzlig mit *r*) bezeichnet.

Der Verlauf unseres Kreuzungsversuches einer roten, ungebänderten *Tachea* mit einer gelben, gebänderten (beispielsweise einbändrigen) ist nun der folgende

P_1 -Generation: rot, ungebändert, homozyg \times gelb, gebändert, homozyg
 $AA BB$ $aa bb$

Es werden reine Gameten gebildet und die autonomen Gene auf die Gameten verteilt, doch so, daß jede Gamete von jedem Faktorenpaar einen Faktor bekommt. Ist das Faktorenpaar heterozygotisch, so bekommt durchschnittlich die eine Hälfte der Gameten das positive Gen, den vorhandenen Faktor, die andere Hälfte geht leer aus.

Gameten: AB ab
alle Gameten haben sowohl bei allen Gameten fehlt so-
den Faktor A als den Fak- wohl der Faktor A als der
tor B Faktor B

F_1 -Zygoten (Heterozygoten): $Aa Bb$

Phänotypische Erscheinung der sich aus diesen Zygoten entwickelnden

F_1 -Generation: uniform rot, bänderlos,

also in diesem Falle wie die eine, in beiden Merkmalspaaren dominantmerkmalige Elternsippe.

Gameten der durch Inzucht vermehrten F_1 -Generation:

$$\begin{array}{c} \text{♂} \\ AB \\ Ab \\ aB \\ ab \end{array} \times \begin{array}{c} \text{♀} \\ AB \\ Ab \\ aB \\ ab \end{array}$$

Vier Sorten männlicher und vier Sorten weiblicher, reiner Gameten, die sich frei panmiktisch, rein nach dem Zufall, zur Befruchtung kombinieren, so daß also die 16 folgenden Kombinationen entstehen, von denen eine jede durchschnittlich — in sehr großen Populationen — durch die gleiche Anzahl von Individuen vertreten ist. Neben jeder Zygotenformel fügen wir die phänotypische Erscheinung der F_2 -Individuen hinzu, die sich aus der betreffenden Sorte von Zygoten entwickeln.

F_2 -Generation. 16 phänotypische Kombinationen.

- | | | | |
|-------------------------|-------------------------|---------------------------|---------------------------|
| 1. $AABB$ rot bänderlos | 5. $AABb$ rot bänderlos | 9. $AaBB$ rot bänderlos | 13. $AaBb$ rot bänderlos |
| 2. $AABb$ rot bänderlos | 6. $AAbb$ rot gebändert | 10. $AaBb$ rot bänderlos | 14. $Aabb$ rot gebändert |
| 3. $AaBB$ rot bänderlos | 7. $AaBb$ rot bänderlos | 11. $aaBB$ gelb bänderlos | 15. $aaBb$ gelb bänderlos |
| 4. $AaBb$ rot bänderlos | 8. $Aabb$ rot gebändert | 12. $aaBb$ gelb bänderlos | 16. $aabb$ gelb gebändert |

Ziehen wir diejenigen Kombinationen, die dasselbe äußere Aussehen haben, zusammen, so erhalten wir für die 16 Kombinationen folgende vier Phänotypen in folgendem Zahlenverhältnis:

9 rot bänderlos, 3 rot gebändert, 3 gelb bänderlos, 1 gelb gebändert ($aa bb$). Das heißt, in einer F_2 -Population treten die genannten Phänotypen um so genauer in dem genannten Zahlenverhältnis 9:3:3:1 auf, je zahlreicher die Population ist (weil dann die Zufallsfehler sich ausgleichen).

Von den 4 Phänotypen ist nur einer rasserein homozygotisch, nämlich der letzte, der gelbe mit dem Band, der seltenste, welcher durchschnittlich unter 16

Das Mendel'sche Gesetz für Monohybride bei *Helix hortensis* Müll.

Die zur Kreuzung verwendeten Varietäten unterscheiden sich nur in einem Merkmal, Bänderlosigkeit und Fünfbänderigkeit.

Beide Individuen rasserein und bei Kreuzung constant,
hellgelb, das eine von bänderloser Klasse;
das andere fünfbänderig, Bänder getrennt:

$\frac{00000}{12345}$

$\frac{00000}{00000} \times \frac{12345}{12345}$

Die zur Kreuzung benutzten Stammindividuen

Alle Individuen haben die Formel $\frac{00000(\delta)}{12345(\tau)}$
Die Bänderlosigkeit dominiert rein und vollkommen = δ
Die Fünfbänderigkeit bleibt latent, ist recessiv = τ

$\frac{00000(\delta)}{12345(\tau)} \times \frac{00000(\delta)}{12345(\tau)}$

1. Hybriden-Generation.

Alle Individuen ohne Ausnahme bänderlos
(keine Zwischenformen!)

Bei der Kreuzung ($\frac{00000}{12345} \times \frac{00000}{12345}$)
ergeben sich folgende vier Combinationen:
 $\frac{1}{4} \frac{00000}{00000}$ bänderlos, rein, $\frac{1}{4} \frac{00000}{12345}$ bänderlos,
hybrid, $\frac{1}{4} \frac{12345}{00000}$ bänderlos hybrid, $\frac{1}{4} \frac{12345}{12345}$
fünfbänderig, rein.

$\frac{1}{4} \frac{00000}{00000}$ $\frac{1}{4} \frac{00000(\delta)}{12345(\tau)}$ $\frac{1}{4} \frac{12345(\tau)}{00000(\delta)}$ $\frac{1}{4} \frac{12345}{12345}$

1. Hybriden-Generation

$\frac{3}{4}$ Individuen bänderlos (davon $\frac{1}{4}$ rasserein, $\frac{2}{4}$ hybrid) $\frac{1}{4}$ der Exemplare
fünfbänderig, rasserein.

$\frac{00000}{00000} \times \frac{00000}{00000}$ $\frac{00000}{12345} \times \frac{00000}{12345}$ $\frac{12345}{00000} \times \frac{12345}{00000}$ $\frac{12345}{12345} \times \frac{12345}{12345}$

keine Klasse, bei Kreuzung constant. keine Klasse, bänderlos. bänderlos. keine Klasse. keine Klasse, bänderlos. bänderlos. keine Klasse. keine Klasse, bei Kreuzung constant.

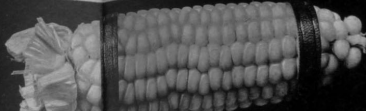
1. Hybriden-Generation

(Probe-Generation).

Das Mendel'sche Gesetz für Dihybride bei Zea Mays (Körner-Endosperm-Bastarde)
2 antagonistische Merkmalspaare a) Körner glatt (dominant) - Körner wellig (recessiv), b) Körner glatt (dominant) - Körner wellig (recessiv)



Lea Mays coerulocodulcis
Körner blau, runzlig; samenbeständig ♂



Lea Mays alba
Körner weiss glatt; samenbeständig ♀

Kreuzung

Geschenke von Herrn Professor
 C. Correns Leipzig



Endosperm-(Lenien-)Bastarde der I Generation
Körner mehr weniger blau, stets glatt. Imitation!

Erklärung nach Mendel:

Es werden nur reine Gameten
Pollen, Samenanlagen) gebildet
im ganzen vier Sorten namlich
im vorliegenden Falle:

1/4 R B,	Anlagen von ruzsig-blau
1/4 r r,	" " ruzsig-weiss
1/4 G B,	" " glatt-blau
1/4 g g,	" " glatt-weiss



Endosperm- (Xenien-) Bastarde der II. ^{ten} Generation

Formel: $rGBw = \text{Glatt-Blau}$
 $\left\{ \begin{array}{l} r = \text{runzlig, recessiv} \\ G = \text{glatt, dominant} \\ B = \text{blau, dominant} \\ w = \text{weiss, recessiv} \end{array} \right\} \text{Merkmalspaar}$

Bei der Endosperm-Befruchtung

geben sich folgende Gameten

rB	rB	rB	rB
Rb	Rb	Rb	Rb
rb	rb	rb	rb
Rb	Rb	Rb	Rb

$rB \cdot rB = rrBB$ (reinerb. gelb-blau) $rB \cdot Rb = rRbB$ (gemischtblau) $rB \cdot rb = rrbb$ (reinerb. gelb) $rB \cdot Rb = rRbB$ (gemischtblau)
 $Rb \cdot rB = rRbB$ (gemischtblau) $Rb \cdot Rb = RRbb$ (reinerb. blau) $Rb \cdot rb = RrbB$ (gemischtblau) $Rb \cdot Rb = RRbb$ (reinerb. blau)
 $rb \cdot rB = rrbb$ (reinerb. gelb) $rb \cdot Rb = RrbB$ (gemischtblau) $rb \cdot rb = rrbb$ (reinerb. gelb) $rb \cdot Rb = RrbB$ (gemischtblau)

= 1/16 reinerb. 1/8 gemischtblau 1/16 reinerb. blau
 blaut

durch die samenverfärbung: 1/16 reinerb. blau 1/8 gemischtblau 1/16 reinerb. gelb

3:1 blaugelb und hybrid!

Exemplaren nur bei einem auftritt, der komplett rezessive Resurgent. Die anderen drei Typen sind trügerische Scheintypen. Die rote, ungebänderte Maske verbirgt unter je 9 Individuen 8 Heterozygoten und nur ein homozyg rotes ungebändertes Exemplar ($AA\ BB$), und von je drei roten, gebänderten und drei gelben, ungebänderten Exemplaren ist durchschnittlich auch nur eins für beide Faktorenpaare homozygotisch ($AA\ bb$ und $aa\ BB$). Aber die Homozygoten lassen sich von den heterozygotischen Vertretern des nämlichen Phänotypus eben äußerlich nicht unterscheiden, und so wird es seine Schwierigkeiten haben, aus der F_2 -Generation z. B. die neuen Kombinationen rot gebändert und gelb ungebändert rasserein zu züchten.

Die Variationsstatistik kennt nur die drei Masken, sie unterscheidet nicht die 15 innerlich verschiedenen Kombinationen. Es sind indessen nur acht wirklich verschiedene Kombinationen vorhanden, da $aA = Aa$ und $bB = Bb$ und infolgedessen $AA\ Bb$ zweimal, $Aa\ BB$ zweimal, $Aa\ Bb$ viermal, $Aa\ bb$ zweimal und $aa\ Bb$ auch zweimal vorkommt.

Kehren wir einen Augenblick zu unserer dihybriden Maiskreuzung *coeruleodulcis* (blau und runzlig, $AA\ bb$) \times *alba* (weißlich und glatt $aa\ BB$) zurück, bei denen die dominanten Merkmale der beiden Allelomorphenpaare auf beide reinen Elternsippen verteilt sind, so ist klar, daß die F_1 -Generation trotzdem die nämliche Formel $Aa\ Bb$ bekommt, wie bei unserer dihybriden Schneckenkreuzung. Denn *coeruleodulcis* $AA\ bb$ bildet lauter Gameten Ab und *alba* lauter Gameten $a\ B$, und bei der Befruchtung müssen lauter $Aa\ Bb$ -Zygoten entstehen, aus denen eine mit blauen und glatten Körnern in die Erscheinung tretende Heterozygotengeneration sich entwickelt, welche ein Kreuzungsnovum, eine phänotypische Kombination darstellt, die bei keiner der beiden elterlichen Sippen vorkommt. Wenn A ein für den Menschen nützliches Merkmal wäre und B ebenso, so hätte ich also zwei auf verschiedene Rassen verteilte nützliche Charaktere durch Kreuzung zusammengezüchtet, freilich in einem komplett heterozygotischen Bestand ($Aa\ Bb$). Haben wir es mit einer autogamen Pflanze zu tun, so ist es nun leicht, eine reine, samenbeständige $AA\ BB$ -Sippe zu züchten. Ich brauche nur einige wenige Generationen ausschließlich durch Selbstbefruchtung zu ziehen. Schon bedeutend schwieriger wäre die Herstellung einer reinen Rasse, wenn die Pflanze allogam wäre. Von der F_1 -Generation $Aa\ Bb$ an, ist die Formulierung des Verlaufes des Zuchtversuches für unsere beiden dihybriden Kreuzungen selbstverständlich die nämliche. Wir müssen beim Lesen der Formeln nur der verschiedenen Bedeutung der Symbole eingedenk sein.

Wir wollen nun noch die Bildung der spaltenden, multiformen F_2 -Generation bei Dihybridismus durch eine der allgemein gebräuchlichen, bequemen Schachbretttafeln erläutern.

Vermehrung durch Inzucht (oder Selbstbefruchtung) einer dihybriden F_2 -Population. $AaBb \times AaBb$.

Erklärung der Symbole für *Zea Mays* und *Tachea* siehe oben.

Gameten → ↓	<i>AB</i>	<i>Ab</i>	<i>aB</i>	<i>ab</i>
<i>AB</i>	<i>AABB</i> blau glatt rot bänderlos	<i>AABb</i> blau glatt rot bänderlos	<i>AaBB</i> blau glatt rot bänderlos	<i>AaBb</i> blau glatt rot bänderlos
<i>Ab</i>	<i>AABb</i> blau glatt rot bänderlos	<i>AAbb</i> blau runzlig rot gebändert	<i>AaBb</i> blau glatt rot bänderlos	<i>Aabb</i> blau runzlig rot gebändert
<i>aB</i>	<i>AaBB</i> blau glatt rot bänderlos	<i>AaBb</i> blau glatt rot bänderlos	<i>aaBB</i> weiß glatt gelb bänderlos	<i>aaBb</i> weiß glatt gelb bänderlos
<i>ab</i>	<i>AaBb</i> blau glatt rot bänderlos	<i>Aabb</i> blau runzlig rot gebändert	<i>aaBb</i> weiß glatt gelb bänderlos	<i>aabb</i> weiß runzlig gelb gebändert

Zusammenfassung. Es kommen auf 16 F_2 -Individuen durchschnittlich bei *Zea Mays* (Samenkörner) 9 blau glatt, 3 blau runzlig, 3 weiß glatt, 1 weiß runzlig; bei *Tachea* (Schneckenindividuen) 9 rot bänderlos, 3 rot gebändert, 3 gelb bänderlos, 1 gelb gebändert.

Wir wollen nun noch den Verlauf einer weiteren Kreuzung — für *Tachea* ist es eine Rückkreuzung — einer dominantmerkmaligen Heterozygote mit der einen, nämlich der rezessivmerkmaligen, reinen Sippe an Hand der Schachbrettmethode darstellen.

Aussehen bei *Zea Mays*
bei *Tachea*
Gameten

$AaBb \times aabb$
 blau glatt weiß runzlig
 rot bänderlos gelb gebändert.

25% *AB*
 25% *Ab*
 25% *aB*
 25% *ab*

} $\times 100\% ab$

Gameten	<i>AB</i>	<i>Ab</i>	<i>aB</i>	<i>ab</i>
<i>ab</i>	<i>AaBb</i> blau glatt rot bänderlos	<i>Aabb</i> blau runzlig rot gebändert	<i>aaBb</i> weiß glatt gelb bänderlos	<i>aabb</i> weiß runzlig gelb gebändert

Zusammenfassung. Es kommen bei dieser Kreuzung wiederum alle vier Phänotypen zum Vorschein und zwar alle vier im Zahlenverhältnis von 1:1:1:1. Der rezessivmerkmalige ist auch hier der einzige komplett homozygotische Typus.

XXII. Die Baurische Hybridationstabelle für die F_2 -Generation bei Mono- und Polyhybridismus nach Inzucht der F_1 -Generation bei völliger Dominanz.

Wir wollen es hier unterlassen, den Verlauf der komplizierteren, polyhybriden (trihybriden, tetrahybriden usw.) Kreuzungen im einzelnen genauer darzustellen und durch Beispiele zu belegen. Im speziellen Teile wird vielfach von solchen Kreuzungen die Rede sein. Wir können uns damit begnügen, aus den BAURschen Schriften die nachfolgende Übersichtstabelle zu reproduzieren, die für denjenigen keiner weiteren Erläuterung bedarf, der unseren bisherigen Ausführungen aufmerksam gefolgt ist.

Bezeichnung der Kreuzung	Zahl der Merkmale, in bezug auf welche die P_1 -Eltern heterozygotisch sind	Zahl der verschiedenen Arten von Gameten, welche die F_1 -Eltern bilden	Zahl der möglichen Kombinationen der Gameten = Zygoten = Zahl der innerlich verschiedenen Kategorien von F_2 -Individuen (Genotypen)	Maximale Zahl der äußerlich verschiedenen Kategorien (Phänotypen) von F_2 -Individuen, wenn überall völlige Dominanz herrscht	Die äußerlich verschiedenen Kategorien (Phänotypen) von F_2 -Individuen sind, wenn überall völlige Dominanz vorliegt, vertreten durch Individuenzahlen, welche zueinander in den folgenden Verhältnissen stehen
Monohybridismus	1	2^1 = 2	$(2^1)^2$ = 4	2^1 = 2	$\frac{3}{1} : \frac{1}{1}$
Dihybridismus	2	2^2 = 4	$(2^2)^2$ = 16	2^2 = 4	$\frac{9}{1} : \frac{3}{2} : \frac{3}{1} : \frac{1}{1}$
Trihybridismus	3	2^3 = 8	$(2^3)^2$ = 64	2^3 = 8	$\frac{27}{1} : \frac{9}{3} : \frac{9}{3} : \frac{9}{3} : \frac{3}{3} : \frac{3}{3} : \frac{3}{3} : \frac{1}{1}$
Tetrahybridismus	4	2^4 = 16	$(2^4)^2$ = 256	2^4 = 16	$\frac{81}{1} : \frac{27}{4} : \frac{27}{4} : \frac{27}{4} : \frac{27}{4} : \frac{9}{6} : \frac{9}{6} : \frac{9}{6} : \frac{9}{6} : \frac{9}{6} : \frac{3}{4} : \frac{3}{4} : \frac{3}{4} : \frac{3}{4} : \frac{1}{1}$
Polyhybridismus	n	2^n	$(2^n)^2$	2^n	$\frac{3^n}{1} : \frac{3^{n-1}}{\dots} : \frac{3^{n-1}}{\dots} : \frac{3^{n-1}}{\dots} : \dots : \frac{3^{n-2}}{\dots} : \frac{3^{n-2}}{\dots} : \frac{3^{n-2}}{\dots} : \dots$ 1 usw. = Koeffizienten d. Binoms $(a + a)^n \dots 1$

Bei Trihybriden gibt es also bei vollkommener Dominanz und vollkommener Spaltbarkeit und freier Kombination in der F_2 -Generation schon 64 verschiedene Kombinationen bei acht Phänotypen.

Bei Heptahybriden 16 384 Kombinationen, 128 verschiedene Phänotypen, worunter nur ein konstanter, reiner, vollkommen homozygotischer Typus.

Doch uns interessieren heute schon mehr, wie BATESON mit Recht sagt, die Ausnahmen als die Regeln. Sie sind die mit Spannung erwarteten Preisrätsel, bei deren Lösung immer wieder neue, unerwartete, fruchtbare Gesichtspunkte zutage treten.

XXIII. Gegenseitige Beeinflussungen von Genen und daraus sich ergebende Komplikationen in den Spaltungserscheinungen und Veränderungen der Zahlenverhältnisse. Kreuzungsatavismus. Kryptomerie.

Für diese Erscheinungen haben zuerst CORRENS und CUENOT die zutreffende Erklärung gefunden.

Kreuzt man (BATESON und Mitarbeiter) gewisse weißblühende Sorten der spanischen Wicke (*Lathyrus odoratus*), von denen jede bei Inzucht oder Selbstbestäubung konstant weiß blüht, so blüht die F_1 -Generation rot. Die F_2 -Generation besteht dann aus rot- und weißblühenden im ungewöhnlichen Zahlenverhältnis 9:7. Da 16 die Zahl der Kombinationen ist, die man bei dihybrider Kreuzung erhält, so bestand die Vermutung, daß die beiden Sorten sich durch zwei Paar Allelomorpha unterscheiden. Die Sache liegt nun so, daß jeder der beiden weißblühenden Biotypen einen an sich farblosen Farbenkomponenten enthält, der nur, wenn er sich mit dem anderen vereinigt, die rote Farbe hervorruft. Es handelt sich also um zwei komplementäre Faktoren oder Gene. Man kann sich die Sache mit BAUR so vorstellen, daß der eine Biotypus vielleicht eine farblose Vorstufe des Farbstoffes, etwa einen Leukokörper enthält, welcher bei Einwirkung eines anderen, im zweiten Biotypus gebildeten, ebenfalls farblosen Stoffes, etwa eines Enzyms, die rote Farbe erzeugt. Oder eine noch gröbere Analogie. Die farblose Kaliumjodidlösung gibt mit der farblosen, konzentrierten Sublimatlösung einen roten Quecksilberjodidniederschlag. Man weiß jetzt, daß durch das Hinzutreten eines dritten Faktors, des bläuenden Faktors, der für sich allein keine Wirkung hervorruft, die rote Farbe bei *Lathyrus* in Purpur verwandelt wird, die Blütenfarbe der wilden, sizilianischen Stammform (Kreuzungsrückschlag), so daß wir bei den für Trihybriden charakteristischen 64 verschiedenen Kombinationen in der F_2 -Generation anstatt acht Kategorien nur drei, nämlich purpurne, rote und weiße erhalten. Alle drei sind Phänotypen. Anstatt des Zahlenverhältnisses 27:9:9:9:3:3:3:1 erhalten wir das ungewohnte Zahlenverhältnis 27:9:28. Bezeichnen wir die beiden ersten komplementären Faktoren, deren Vereinigung rot macht, als *A* und *B* und den dritten, rot in purpur verwandelnden als *C*, so kann also *C* nur wirken, wenn *A* und *B* schon da sind. Eine Pflanze *AC* blüht weiß, ebenso eine Pflanze *C* oder eine Pflanze *BC*; selbstverständlich werden hier nicht etwa die Stoffe vererbt, sondern die Fähigkeiten sie zu bilden und die drei Paar Allelomorpha wären etwa die folgenden:

- A*: Fähigkeit zur Bildung eines Leukokörpers,
- a*: Fehlen dieser Fähigkeit,
- B*: Fähigkeit zur Bildung eines den Leukokörper rot färbenden Enzyms,
- b*: Fehlen dieser Fähigkeit,
- C*: Fähigkeit zur Bildung eines den roten Farbstoff in Purpur verwandelnden Stoffes,
- c*: Fehlen dieser Fähigkeit.

Die durch das Experiment und seine richtige Deutung gewonnene Einsicht ist nach manchen Richtungen hin überaus wertvoll, besonders in Hinsicht auf

die dunklen Begriffe Latenz und Atavismus. Im vorliegenden Falle gibt es keine Latenz im Sinne eines Schlummerzustandes oder von Inaktivität, so wenig als das Wasser im Sauerstoff oder im Wasserstoff „latent“ enthalten ist. Die Faktoren *A*, *B*, *C* sind, wenn überhaupt vorhanden, stets im aktiven oder besser aktionsfähigen Zustande vorhanden, wirken aber erst, wenn sie sich vereinigen, wie *O* und *H* nur bei ihrer Vereinigung Wasser bilden. Es handelt sich auch nicht um Atavismus im gewöhnlichen Sinne, um Neuauftreten alter, verschwundener Merkmale. Die Faktoren *A*, *B*, *C* sind in den betreffenden Biotypen immer vorhanden gewesen, und wenn sie bei zufälligen Kreuzungen zusammentrafen, traten immer die entsprechenden Färbungsreaktionen als „Rückschläge“ ein.

Auch nach einer anderen Richtung eröffnen die bei solchen Studien gewonnenen Einblicke neue Horizonte, indem sie zeigen, daß Formbildung phylogenetisch nicht immer auf dem Wege der Synthese erfolgte. Die Stammform unserer Erbsenrassen blüht purpurn, *ABC*. Durch Schwund des Faktors *C* entstand die rotblühende Erbsenrasse, durch Schwund von *A* oder *B* die weißblühende. Es gibt auch weißblühende Rassen, bei denen alle drei Faktoren verschwunden sind. Wir müssen uns an die Arbeit machen, um genauer den Umfang der Rolle zu untersuchen, welche die Analyse, der Abbau, als differenzierender Faktor spielt (BATESON, BAUR, NILSSON-EHLE, SHULL, HAGEDOORN u. a.).

Wir wollen nicht unterlassen, hier schon den im Tierreich berühmtesten Fall von Kreuzungsatavismus — er bezieht sich auf Mäusesippen — zu erwähnen, der zuerst von CUÉNOT genauer studiert und richtig gedeutet worden ist. Nehmen wir an: ein glücklicher Zufall hat mir aus der freien Natur eine weiße (albinistische) Maus, also ein wildes Exemplar dieser Mutation in die Hände gespielt. Ich kreuze nun diese weiße Maus mit einer schwarzen, die ich mir bei einem Händler verschaffen konnte. Es ist dann, man darf wohl sagen, absolut sicher, daß die ganze Nachkommenschaft dieses Paares ausnahmslos Kreuzungsatavismus zeigt, indem sie uniform aus wildgrauen Mäusen besteht. Die Erklärung ist die folgende. Das Haarkleid einfarbiger Mäuse kann in zahlreichen verschiedenen Farben und Farbnuancen auftreten. Es gibt neben der wildgrauen Form schwarze, dunkelbraune, hellbraune, gelbe und zahlreiche andere Farbensippen. Viele von diesen Farben werden durch besondere Gene bestimmt, z. B. die schwarze Farbe durch ein besonderes Gen für Schwarz *M*. Zu diesem Melanogen muß noch ein besonderes Sprenkelungsgen *My* hinzukommen, damit dadurch, daß das Sprenkelungsgen an den schwarzen Haaren helle Binden hervorruft, der schwarze Pelz in einen wildgrauen umgewandelt wird. Sämtliche Spezialgene für die verschiedenen Farben, so auch das Melanogen, sind aber für sich allein nicht imstande, die betreffende Farbe in die Erscheinung zu rufen, wenn nicht noch ein allgemeiner Färbungsfaktor, ein Gen *C* für chromogene Substanz gleichzeitig vorhanden ist. Fehlt *C*, so entwickelt sich niemals irgendeine Farbe. Fehlt *C*, so sind auch alle die verschiedenen Mäuse, die bei Vorhandensein von *C*

wildgrau, schwarz oder braun oder gelb usw. geworden wären, **albinotisch weiß**. Die komplizierten Erbformeln der Farbenrassen der Mäuse werden wir im speziellen Teil sehr genau kennen lernen. Für den vorliegenden Fall genügt es vorläufig, für die wilden, „wildgrauen“ Mäuse die Formel $CC My My MM$ aufzustellen. C und M wirken so aufeinander ein, daß das schwarze Pigment gebildet wird. My „sprenkelt“ die schwarzen Haare und erzeugt so den wildgrauen Pelz. Tritt in der freien Natur eine weiße Maus auf, so ist das ganz sicher eine mutierte, wildgraue Maus, welche den Faktor C für die chromogene Substanz verloren hat, also $cc My My MM$. Eine schwarze Maus hat den Sprenkelungsfaktor My verloren, und ihre Formel ist $CC my my MM$. Verliert sie auch noch das Chromogen C , so wird auch sie zu einem Albino, obschon sie das Spezialgen für den schwarzen Farbstoff nicht verloren hat. Sie wird zu einem „kryptomerschwarzen“ Albino.

Bei der Kreuzung einer wilden, weißen Maus mit einer schwarzen Maus spielt sich nun offenbar der folgende Vorgang ab:

$$\begin{array}{lcl}
 P_1\text{-Generation:} & \left. \begin{array}{l} \text{wilde weiße Maus} \\ cc My My MM \end{array} \right\} & \times \left\{ \begin{array}{l} \text{schwarze Maus} \\ CC my my MM \end{array} \right. \\
 \text{Gameten:} & c My M & \times C my M
 \end{array}$$

F_1 -Generation: Uniform $Cc My my MM$, d. h. wildgrau.

Die schwarze Maus hat das Chromogen C eingeführt, das nun zusammen mit M schwarzes Pigment in den Haaren bildet, während My die schwarzen Haare sprenkelt.

Wo bleibt da das Geheimnisvolle, das bisher den Rückschlag, die Atavismen, umgab?

Der Begriff der Kryptomerie ist von TSCHERMAK eingeführt und neuerdings im Sinne der Faktorenlehre so definiert worden (1912, S. 82), „daß Kryptomerie ganz allgemein den Besitz an zwar nicht manifesten, doch reaktionsfähigen Faktoren, d. h. an Faktoren bedeutet, welche infolge geänderter Gruppierung (Zusammenwirken mit anderen Faktoren oder Trennung von solchen) sinnfällige, neu erscheinende Merkmale bedingen können.“

So herrscht also beispielsweise bei allen weißen Mäusen Kryptomerie, indem bei ihnen stets irgendwelche spezielle Färbungsfaktoren vorhanden sind, die aber erst nach Einführung des allgemeinen Färbungsfaktors C (des Chromogens) mit diesem zusammen die sinnfälligen Haarfarben in die Erscheinung treten lassen.

XXIV. Verkoppelungen von Genen.

BATESON und PUNNETT haben zuerst bei Kreuzungen von Sippen der wohlriechenden, spanischen Wicke (*Lathyrus odoratus*) in der F_2 - und späteren Generationen interessante Abweichungen von jenen uns bekannten Zahlenverhältnissen festgestellt und gedeutet, welche sich ergeben, wenn von jeder Sorte reiner Gameten

der F_1 -Generation eine gleich große Anzahl gebildet werden (d. h. also von jeder Sorte gleichviel männliche und gleichviel weibliche), und wenn sie sich zur Befruchtung vollständig frei panmiktisch kombinieren. Es handelt sich zunächst um das, was BATESON „*Genetic coupling*“ genannt hat, und was sich in der deutschen Literatur unter dem Namen „*Verkoppelung von Genen*“, *Faktorenkoppelung*“ eingebürgert hat. Später sind ähnliche Fälle wiederholt auch bei anderen Organismen nachgewiesen worden. Wir halten uns an den ältesten Fall, der sich auf die Blütenfarbe und Pollenform der genannten Wicke (*Lathyrus odoratus*) nach den Untersuchungen von BATESON und PUNNETT bezieht. Diese Forscher kreuzten eine Form der weißblühenden „*Emily Henderson*“ mit länglich ovalen Pollenkörnern mit einer solchen, deren Pollenkörner rund sind. Die F_1 -Generation bestand dann aus Pflanzen mit purpurnen Blüten und ovalen Pollenkörnern. In der F_2 -Generation traten drei Typen auf: purpurnblühende, rotblühende und weißblühende, im Zahlenverhältnis von 27:9:28. Wir wissen schon, daß die rote Farbe durch das Zusammentreffen von zwei Farbgenen zustande kommt, von denen jedes für sich unwirksam ist. Rot wird zu Purpur durch das Hinzutreten eines dritten „blauen“ Gens. Untersucht man nun die Pollengestalt der Individuen der F_2 -Generation ohne Rücksicht auf die Farbentypen, so ergibt sich für die ganze Population das erwartete Zahlenverhältnis 3 oval: 1 rund. Dieses Zahlenverhältnis trifft über für die einzelnen Farben typen nicht zu. Der purpurnblühende Typus hat viel zu viel Pflanzen mit ovalen Pollenkörnern (ungefähr 12 oval: 1 rund), der rotblühende Typus zuviel Pflanzen mit runden Pollenkörnern (etwa 3,2 rund: 1 oval).

Der Gedanke liegt nahe, daß bei der Bildung der Gameten eine Art Anziehung der positiven Gene für blau (B) und ovale Pollengestalt (O) und der negativen Gene für rot (b) und runde Pollenform (o) vorkommt, so daß bei dieser Koppelung von Genen die Heterozygotengeneration nur Gameten mit den beiden positiven Genen (BO) und solche mit den beiden negativen Genen (bo) bildet. Aber dann würden wir in der F_2 -Generation folgende Kombinationen bekommen: $BBOO + 2 BbOo + 1 bbOo = 3$ purpurn mit ovalem Pollen auf 1 rot mit rundem Pollen, was ja aber nicht stimmt. Man kommt weiter mit der Annahme, daß alle 4 Gametensorten (BO , Bo , bO und bo) gebildet werden, aber nicht in gleicher Zahl, sondern die Gameten mit den Faktorenkombinationen BO und bo in großem Überschuß. Die Erscheinungen werden ziemlich zutreffend beschrieben, wenn man annehmen darf, daß die Kombination BO blau + oval, sowie die Kombination bo nichtblau + rund, ungefähr siebenmal so häufig vorkommen als die beiden anderen möglichen Kombinationen. Wir erhalten dann anstatt des Zahlenverhältnisses der Gametensorten

1 BO + 1 Bo + 1 bO + 1 bo

das Zahlenverhältnis

7 BO + 1 Bo + 1 bO + 7 bo

für die vier verschiedenen Gametensorten. Das würde für die F_2 -Population ergeben:

177 blauoval: 15 blaurund: 15 rotoval: 49 rotrund. Diese Zahlen stimmen ziemlich genau mit den beobachteten überein, wie aus dem Vergleich der beiden folgenden Serien hervorgeht, von denen die eine der theoretischen Berechnung die andere den tatsächlich beobachteten Verhältnissen entspricht.

	Purpurn		Rot		Weiß	
	oval	rund	oval	rund	oval	rund
Beobachtet:	1528	106	117	381	1199	394
Berechnet:	1448.5	122.7	122.7	401.5	1220.5	407.4

XXV. Abstoßungen, Repulsionen von Genen.
„Spurious Allelomorphism“ (Bateson) = Falscher, unechter Allelomorphismus.

Auch die in der Literatur unter den obigen Bezeichnungen angeführten Vererbungserscheinungen sind zuerst durch BATESON und seine Mitarbeiter (PUNNET, MISS SAUNDERS) ermittelt und gedeutet worden. Wir wählen den bekanntesten Fall der Kreuzung von zwei Sippen von *Lathyrus odoratus*, von denen die eine, die weißblühende, runde Pollen bildende „Emily Henderson“ uns schon bekannt ist.

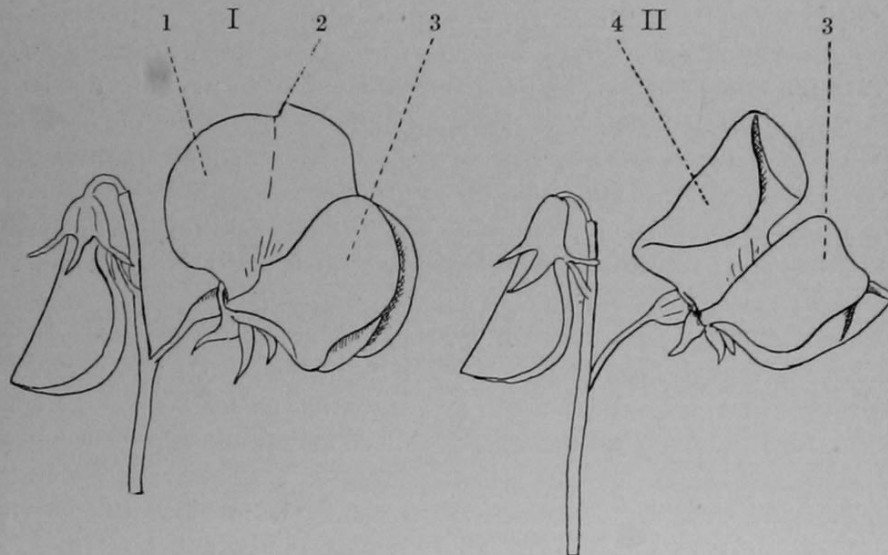


Fig. 25.

Lathyrus odoratus. Je eine Blüte und Knospe von „Emily Henderson“ I Fahne (1) aufrecht, flach, mit Kerbe (2) und von „Blanche Burpee“ II, Fahne eingerollt (4), haubenförmig. 3. Flügel.

Nach BATESON.

Bei der verwendeten Sippe von „Emily Henderson“ steht die „Fahne“ der zygomorphen Blüte, wie bei allen älteren Varietäten, *aufrecht*. Sie wird auch als *flach* bezeichnet. (An der zygomorphen, fünfblättrigen Blüte der Leguminosen steht ein Blatt, die *Fahne*, mehr oder minder aufgerichtet, *oben* (Fig. 25, 1), zwei Blätter, die *Flügel* (3), stehen in der Mitte und sind seitlich vorgestreckt, die zwei unteren (*Schiffchen*) sind vorn zusammenhängend). Die aufrechte Fahne zeigt in der Mitte des oberen Randes eine mehr oder weniger deutliche *Kerbe*. Die zweite Sippe, welche verwendet wurde, „Blanche Burpee“ ist ebenfalls weißblühend, hat aber länglich-ovalen Pollen und eine Fahne, welche auf die in der Figur 25, II dargestellte Weise nach unten und innen, d. h. gegen die Achse

der Blüte zu, zurückgebogen oder etwas eingerollt ist. Man bezeichnet solche Blüten, die keine Kerbe an der Fahne besitzen, als haubenförmig. Die Gene, die in Betracht kommen, kennen wir zum Teil schon. Zwei Farbgene, die wir *C* und *R* nennen wollen, bedingen, wenn sie isoliert vorkommen, weiße, jedoch wenn sie zusammen auftreten, rote Blütenfarbe. Gesellt sich noch der dritte Farbfaktor *B* hinzu, wird die Blüte purpurn. *E* sei das Gen für die aufrechte, flache, gekerbte Fahne. Fehlt dieses Gen (*e*), so ist die Fahne eingerollt, haubenförmig. Aufrecht dominiert über eingerollt.

Die Formel für die F_1 -Generation ist: $CcRrBbEe$.

Die Blüten zeigen uniform purpurne Flügel und Schiffchen, aber eine rote Fahne, sind also zweifarbig. Wir wollen aber im folgenden die Farbe der Fahne vernachlässigen. Die Fahne ist aufrecht. Die Pollenkörner länglich-oval. Dieser Phänotypus heißt „Purple Invincible“.

Bei gewöhnlichem Verhalten würde nun eine jede Pflanze dieser uniformen F_1 -Generation 16 Sorten von reinen Gameten, alle Sorten durchschnittlich in gleicher Zahl, bilden, nämlich: 1) $CRBE$, 2) $CRBe$, 3) $CRbE$, 4) $CRbe$, 5) $CrBE$, 6) $CrBe$, 7) $CrbE$, 8) $Crbe$, 9) $cRBE$, 10) $cRBe$, 11) $cRbE$, 12) $cRbe$, 13) $crBE$, 14) $crBe$, 15) $crbE$, 16) $crbe$. Zwischen diesen 16 Sorten von männlichen und den 16 Sorten von weiblichen Gameten kämen nun bei Panmixie $16 \times 16 = 256$ F_2 -Gametenkombinationen (F_2 -Zygotentypen) zustande, eine jede in einer Riesengeneration vertreten durch ungefähr gleich zahlreiche Individuen. Die Formel einer jeden Kombination (Zygotenformel) gestattet ohne weiteres, das phänotypische Aussehen der Blüten, welches durch die Formeln charakterisiert wird, abzulesen. Vielleicht konstruiert der eine oder der andere Leser, um sich zu üben, eine Schachbretttafel mit 256 Feldern in 16 Reihen und 16 Kolonnen. Er schreibt in jedes Feld das der betreffenden Formel entsprechende Aussehen, ähnlich wie wir das in der Schachbretttafel S. 70 getan haben. Zieht er die gleichartigen Phänotypen zusammen, so erhält er für die F_2 -Generation folgende 6 Phänotypen in folgendem Zahlenverhältnis:

purpurn, Fahne auf- recht	rot, Fahne auf- recht	purpurn, Fahne ein- gerollt	rot, Fahne ein- gerollt	weiß, Fahne auf- recht	weiß, Fahne ein- gerollt	Total
81	27	27	9	84	28	256

BATESON erhielt tatsächlich 773 F_2 -Pflanzen. In der nachfolgenden Tabelle

Phänotypen	purpurn, aufrecht	rot, aufrecht	purpurn, gerollt	rot, gerollt	weiß, aufrecht	weiß, gerollt	Total
Frequenz theoretisch	244,6	81,5	81,5	27	253,7	84,6	772,9
					338,3		
Effektive Frequenz	232	112	83	0	346		
					teils aufrecht, teils gerollt ¹⁾		

¹⁾ Die aufrechten und die gerollten wurden bei der Zählung nicht auseinandergehalten.

zeigt die obere Reihe das theoretische Zahlenverhältnis der 6 Typen (81 : 27 : 27 : 9 : 84 : 28) für die empirische Gesamtzahl 773 umgerechnet. In der 2. Reihe hingegen ist die tatsächliche Frequenz der einzelnen F_2 -Phänotypen angegeben.

Der Unterschied, der hier bei einem Vergleiche der theoretischen mit der empirischen Reihe sofort in die Augen springt, ist der, daß in der F_2 -Nachkommenpopulation der Phänotypus mit roten, eingerollten Blüten gar nicht vertreten ist. Alle roten Pflanzen haben aufrechte Blüten. Nach BATESON weist diese Tatsache darauf hin, daß diejenigen Gameten, welche das Gen für die aufrechte Fahnenform (E) führen, nicht auch zugleich den „blauen“ Faktor (B) führen, sondern die Formel bE haben, während alle Gameten, welche das blaue Gen (B) führen, nicht auch zugleich den Faktor für aufrechte, glatte Fahne (E) enthalten, vielmehr von der Formel Be sind. Gameten von der Formel BE scheinen also ebensowenig gebildet zu werden, wie solche von der Formel be .

Es scheint demnach, daß die positiven Faktoren B und E sich bei der Gametenbildung abstoßen und ebenso die negativen Faktoren b und e . Zwei positive, dominante, oder zwei negative, rezessive Faktoren verhalten sich also bei der Gametenbildung wie sonst die beiden antagonistischen Allelomorpha, das positive und das negative, das vorhandene und das fehlende, eines Allelomorphenpaares, also wie sonst $A : a$, $B : b$ usw. Wie A und a , B und b bei der Bildung reiner Gameten (daher die Bezeichnung reine Gameten) sonst nie beide zusammen in eine und dieselbe Gamete gelangen, sondern sich verabschieden, so gelangt auch der Faktor B nie in dieselbe Gamete wie der Faktor E . Daher die Bezeichnung „falscher“ oder „unechter“ Allelomorphismus. Das Gen B gelangt nur in solche Gameten, in denen das Gen E fehlt (also in e -Gameten) und der Faktor E nur in solche, in denen der Faktor B fehlt, also in b -Gameten.

Es läge also hier der umgekehrte Fall vor, wie bei der im vorhergehenden Abschnitt besprochenen Faktorenkoppelung.

Streichen wir nun aus der obigen Liste der 16 Sorten von Gameten, welche die F_1 -Heterozygoten $CcRrBbEe$ bilden würden, wenn keine Repulsion von B und E , von b und e , kein falscher Allelomorphismus stattfinden würde, alle diejenigen, in deren Formel BE oder be vorkommt, die also nach der Annahme nicht gebildet werden, so bleiben folgende 8 Gametensorten zurück: 1) $CRBe$, 2) $CRbE$, 3) $CrBe$, 4) $CrbE$, 5) $cRBe$, 6) $cRbE$, 7) $crBe$ und 8) $crbE$. Diese 8 Typen männlicher und weiblicher Gameten ergeben miteinander frei kombiniert 64 Kombinationen. Stellt man für diese 64 Kombinationen eine Schachbretttabelle her, notiert man in jedem Feld neben der Zygotenformel die äußere Erscheinung und zieht man die übereinstimmenden Phänotypen zusammen, so erhält man folgende fünf Phänotypen in folgendem Zahlenverhältnis:

purpurn, aufrecht	rot, aufrecht	purpurn, gerollt	weiß, aufrecht	weiß, gerollt	Total
18	9	9	21	7	64

Es fehlt der rote Blütentypus mit eingerollter Fahne!

Rechnen wir diese Zahlen „pro 64“ in die Zahlen „pro 773“, die tatsächlich gezüchtete Zahl der F_2 -Pflanzen um, und stellen wir dieser theoretischen Reihe wiederum die empirische tabellarisch gegenüber, so erhalten wir folgende Übersicht:

Phänotypen	purpurn, aufrecht	rot, aufrecht	purpurn, gerollt	rot, gerollt	weiß, aufrecht	weiß, gerollt	Total
Frequenz (bei falschem Allelomorphismus) $B \longleftrightarrow E$ und $b \longleftrightarrow e$	217	109	109	0	254	85	774
Effektive Frequenz	232	112	83	0	339	346	773

Wie man sieht, stimmen jetzt die Zahlen ganz gut, und vor allem ist die Übereinstimmung im Fehlen der Pflanzen mit roten Blüten mit eingerollter Fahne hervorzuheben.

Hat der Leser eine Schachbrettabelle angefertigt, so kann er derselben entnehmen, daß 1. alle Pflanzen mit purpurner Blüte und eingerollter Fahne den Faktor B homozygotisch enthalten: BB . In der Tat erhielt BATESON, als er die purpurnblühenden F_2 -Pflanzen durch Inzucht weiter vermehrte, ausschließlich wieder purpurnblühende F_3 -Nachkommen.

2. Alle rotblühenden Pflanzen müssen mit Bezug auf den Faktor E homozygotisch: EE , also samenbeständig sein. In der Tat stellte sich heraus, daß alle F_3 -Nachkommen rotblühender F_2 -Pflanzen aufrechte Blütenfahnen besaßen.

3. Alle purpurnblühenden F_2 -Pflanzen mit eingerollter Fahne müssen bei Annahme der Faktorenrepulsion $B \longleftrightarrow E$ und $b \longleftrightarrow e$ sowohl für den „blauen“ Faktor B als für den Faktor E für aufrechte, flache Fahne heterozygotisch sein, $BbEe$, wie die ganze F_1 -Generation. Nach der theoretischen Erwartung müssen sie bei Inzucht spalten in purpurne aufrechte, purpurne gerollte und rote aufrechte, im Zahlenverhältnis 2 : 1 : 1, und die purpurn gerollten F_3 -Pflanzen müssen wiederum heterozygotisch $BbEe$ sein. Auch diese theoretischen Erwartungen konnte BATESON durch das Zuchtexperiment bestätigen.

Die Annahme eines unechten Allelomorphismus oder einer Abstoßung von Genen spielte bis in die jüngste Zeit eine große Rolle in den Erklärungsversuchen der wichtigen und merkwürdigen Erscheinungen der geschlechtsgebundenen (geschlechtsbegrenzten) Vererbung, von denen später die Rede sein wird.

BATESON hat nun auch die Annahme einer Repulsion von Genen, des unechten Allelomorphismus, die nicht alle inzwischen bekannt gewordenen Erscheinungen erklärt, in ähnlicher Weise wie die ursprüngliche Annahme einer Faktoren-

anziehung ersetzt durch die Annahme, daß eine Überproduktion bestimmter Gametensorten, in unserem Falle der *Be*- und *bE*-Gameten, und eine Untererzeugung anderer Gametensorten, in unserem Falle der *BE*- und *be*-Gameten, stattfindet, wobei ein bestimmtes, gesetzmäßiges Zahlenverhältnis zwischen den Majoritäts- und Minoritätstypen zustande käme. In unserem Falle des „unechten Allelomorphismus“ von *Lathyrus odoratus* würden die Gameten (sowohl die männlichen, als die weiblichen) *EB*, *Eb*, *eB* und *eb* im Zahlenverhältnis 1 : 127 : 127 : 1 produziert werden, was in der F_2 -Generation 64 536 Individuen ergeben würde, unter welchen sich ein einziges (das einzige dihomozygotisch rezessive *eebb*) rotblühendes mit gerollter Fahne finden würde. In kleineren Populationen würde also das Auftreten dieses Typus eine sehr große Seltenheit sein.

XXVI. Bateson und Punnetts Reduplikationstheorie (Theorie der Vervielfältigung bestimmter Gametensorten. Plate. Theorie der gesetzmäßigen Disproportion der Gametensorten. Lang).

Wir halten uns bei der weiteren Ausführung dieser Theorie eng an die Darstellung ihrer Begründer (1911). In den Fällen der Faktorenkoppelung (Paragraph XXIV) und Faktorenabstoßung (Paragraph XXV, unechter Allelomorphismus) kommt es darauf an, ob, wenn *A* und *B* die Gene sind, zwischen denen Koppelung oder Abstoßung zu bestehen scheint, den beiden zur Kreuzung benutzten Typen der Paternalgeneration die Formeln *AABB* und *aabb* oder die Formeln *AAbb* und *aaBB* zukommen. Im ersteren Falle (Faktorenkoppelung) werden die Gameten *AB* und *ab*, im letzteren die Gameten *Ab* und *aB* gebildet. In beiden Fällen erhält die uniforme F_1 -Generation die Formel *AaBb*.

In dem ersteren Falle (partielle Faktorenkoppelung) bildet nun diese F_1 -Generation *AaBb* zwar Gameten von den 4 Typen *AB*, *Ab*, *aB* und *ab*, aber nicht wie gewöhnlich in gleicher Zahl, sondern die Gameten *AB* und *ab* in gesetzmäßiger Weise im Überschuß über die Gameten *Ab* und *aB*. Wenn man von diesem Gesichtspunkte aus die verschiedenen bis jetzt ermittelten Fälle von Faktorenkoppelung zu erklären sucht, so wird man bald gewahr, daß die von dem gewöhnlichen Zahlenverhältnisse

1 *AB* : 1 *Ab* : 1 *aB* : 1 *ab* auf 4 F_1 -Gameten abweichenden Proportionen zu sein scheinen:
entweder 3 *AB* : 1 *Ab* : 1 *aB* : 3 *ab* auf 8 F_1 -Gameten
oder 7 *AB* : 1 *Ab* : 1 *aB* : 7 *ab* auf 16 F_1 -Gameten
oder 15 *AB* : 1 *Ab* : 1 *aB* : 15 *ab* auf 32 F_1 -Gameten usw.

Im zweiten Falle, der scheinbaren Faktorenabstoßung, dem scheinbaren unechten Allelomorphismus, werden nach der neuen Theorie auch alle 4 Sorten von Gameten, nicht bloß die Typen *Ab* und *aB*, gebildet, aber wahrscheinlich in einer der folgenden Disproportionen:

1 *AB* : 3 *Ab* : 3 *aB* : 1 *ab* auf 8 F_1 -Gameten
1 *AB* : 7 *Ab* : 7 *aB* : 1 *ab* „ 16 „
1 *AB* : 15 *Ab* : 15 *aB* : 1 *ab* „ 32 „ usw.

Diese Bemerkungen genügen vollständig zum Verständnis der nachfolgenden

Tabelle

der disproportionalen Bildung der 4 Gametensorten einer diheterozygotischen F_1 -Generation $AaBb$ bei scheinbarer Koppelung und bei scheinbarer Repulsion von 2 verschiedenen positiven und 2 verschiedenen negativen Genen und der Gestaltung der aus ihrer panmiktischen Vereinigung bei der Befruchtung sich ergebenden F_2 -Generation (nach BATESON und PUNNETT).

(Die großen Buchstaben bezeichnen die dominanten Merkmale, welche die äußere Erscheinung, den Phänotypus, bestimmen.)

	Frequenzreihen der 4 Gametentypen				Zahl der Gameten in jeder Fre- quenzreihe $n =$ die Hälfte dieser Zahl	Zahl der F_2 -Zygoten	Phänotypische Zusammensetzung der F_2 -Generation und Frequenz der einzelnen Phänotypen			
	AB	Ab	Ba	ab			AB	Ab	aB	ab
Partielle Repulsion der Faktoren A u. B bei der Gametenbildung der F_1 - Generation, die aus $Ab \times aB$ entstand	1 1 1 1	$(n-1)$ 31 15 7	$(n-1)$ 31 15 7	1 1 1 1	$2n$ 64 32 16	$4n^2$ 4096 1024 256	$2n^2 + 1$ 2049 513 129	$n^2 - 1$ 1023 255 63	$n^2 - 1$ 1023 255 63	1 1 1 1
Normales Verhalten	1	1	1	1	4	16	9	3	3	1
Partielle Koppelung der Faktoren A u. B bei der Gametenbildung der F_1 -Generation, die aus $AB \times ab$ entstand.	3 7 15 31 63 $(n-1)$	1 1 1 1 1 1	1 1 1 1 1 1	3 7 15 31 63 $(n-1)$	8 16 32 64 128 $2n$	64 256 1024 4096 16384 $4n^2$	41 177 737 3009 12161 $3n^2 - (2n - 1)$	7 15 31 63 127 $2n - 1$	7 15 31 63 127 $2n - 1$	9 49 225 961 3969 $n^2 - (2n - 1)$

Die Gründe, welche BATESON und PUNNETT veranlaßten, die Annahme einer vollständigen Repulsion der Faktoren A und B bei der Gametenbildung einer aus $Ab \times aB$ entstandenen F_1 -Generation fallen zu lassen und sie durch die Annahme einer partiellen Repulsion oder besser einer Überproduktion von Ab und aB -Gameten zu ersetzen, werden aus folgendem ersichtlich.

Bei den Vererbungsversuchen, die sie 1906 und 1907 über die eingerollte Fahnenform (Haubenfahne) bei *Lathyrus odoratus* anstellten, trat unter mehreren

Tausenden von gezüchteten Pflanzen eine einzige mit folgenden auffälligen Merkmalen ihrer Blüten auf. Die Blüten waren klein und mißgestaltig. Die Fahne war nicht aufrecht. Die beiden Blumenblätter des Schiffchens blieben vorn (distal) getrennt, so daß die Staubfäden teilweise heraustretend vorragten. Der Griffel ragte weit über die Blumenblätter hinaus vor und zwar in der direkten Verlängerung des Fruchtknotens, anstatt, wie in der normalen Blüte, rechtwinklig abgelenkt zu sein. BATESON und PUNNETT nannten diese Mißbildung, die später auch gelegentlich mit einer aufrechten Fahne auftrat, „Kretin“ (Fig. 26).



Fig. 26.

Lathyrus odoratus. In der Mitte zwei Blüten eines Kretins, bei welchem die Fahnen ausnahmsweise ganz aufgerichtet sind. Rechts zwei Kretin-Blüten von der gewöhnlichen Form. Links zwei vorgerückte Knospen. Nach BATESON und PUNNETT.

Dieser Kretin wurde 1907 als Pollenpflanze zur Befruchtung verschiedener selbststeriler *Lathyrus*-Sippen benutzt. Die F_1 -Pflanzen blühten 1908. Ihre Blüten waren uniform völlig mit den normalen Blüten von *Lathyrus odoratus* übereinstimmend; die normale Blütenform N also reinlich dominant über die kretine n , Fruchtbarkeit F der Staubgefäße dominant über Sterilität f . Die Ausgangskreuzung war also $Nf \times nF$ gewesen. Die P_1 -Pflanzen hatten die eine nF -, die andere Nf -Gameten gebildet. Aus der F_1 -Generation wurde eine einzige F_2 -Familie von 115 Pflanzen gezogen. Diese bestand aus 51 normalen fertilen, 30 normalen sterilen, 33 fertilen Kretinen und einem sterilen Kretin. Wäre dieser letztere nicht aufgetreten, so hätte man diesen Fall als einen solchen der kompletten Abstoßung der Faktoren N und F betrachten können, nach dem Zahlenverhältnis 2 normale fertile : 1 normal steril : 1 Kretin fertil, wie aus der folgenden Formelentwicklung hervorgeht.

F - Generation:

$NnFf$ (aus $Nf \times nF$)

Gameten:

(NF und nf werden nicht gebildet)

$\left. \begin{matrix} Nf \\ nF \end{matrix} \right\} \times \left\{ \begin{matrix} Nf \\ nF \end{matrix} \right.$

F_2 - Generation: $25\% NNff + 25\% NnFf + 25\% NnFf + 25\% nnFF$

1 normal steril : 2 normal fertil : 1 Kretin fertil.

Im Jahre 1911 säten BATESON und PUNNETT zurückbehaltene Samen der Ernte der F_1 -Generation vom Jahre 1908 aus und zogen 8 weitere F_2 -Familien, deren Zusammensetzung und Phänotypenfrequenzen ich der Wichtigkeit der Sache wegen unter Einbeziehung der Familie vom Jahre 1909 in Extenso mitteile.

	Normal, fertil	Normal, steril	Kretin, fertil	Kretin, steril	Total
1. Familie 1909	51	30	33	1	115
2. „ 1911	26	14	10	1	51
3. „ 1911	21	12	12	1	46
4. „ 1911	24	9	8	—	41
5. „ 1911	22	4	4	2	32
6. „ 1911	30	12	5	1	48
7. „ 1911	78	43	32	3	156
8. „ 1911	59	15	24	—	98
9. „ 1911	25	12	15	2	54
Total	336	151	143	11	641
Theoretisch, nach der neuen Theorie 33 : 15 : 15 : 1	330	150	150	10	640
Theoretisch, nach der ursprünglichen Auffassung 2 : 1 : 1	320	160	160	—	640

Es geht in der Tat aus dieser Zusammenstellung mit Sicherheit hervor, daß das Auftreten von komplett rezessiven, fertilen Kretinen eine normale Erscheinung ist. Ferner zeigt sie, man darf sagen in verblüffender Weise, wie genau der tatsächliche Ausfall der F_2 -Generation dargestellt wird, wenn man annimmt, daß die F_1 -Generation $NnFf$ die 4 Sorten Gameten NF , Nf , nF und nf im Zahlenverhältnis 1 : 3 : 3 : 1 bildete, so daß in der F_2 -Generation für die Phänotypen normal fruchtbar (NF), normal steril (Nf), kretin fruchtbar (nF) und kretin steril (nf) das Zahlenverhältnis 33 : 15 : 15 : 1 zustande kommen mußte.

Über die Ursachen, über die Vorgänge, die dazu führen, daß die einen Sorten von Gameten durch Überproduktion im Exzeß, die andern durch Unterproduktion in zu geringer Zahl, die Majoritätssorten zu den Minoritätssorten in einem bestimmten Zahlenverhältnis, gebildet werden, wissen wir gar nichts. Es ist schwer, wenn nicht unmöglich, sich irgendwelche Verläufe der Zellteilungen bei der Gametogenesis vorzustellen, die zur Herstellung der verschiedenen Zahlenverhältnisse führen könnten. BATESON und PUNNETT denken — es handelt sich zunächst um die Pflanzen — eher an eine der Gametogenesis vorangehende Periode geweblicher Differenzierung, wo die Pflanze noch am deutlichsten ein einfaches geometrisches System darstellen und man sich eine Aufteilung in bestimmte Quadranten am leichtesten vorstellen kann. Wie wir gesehen haben, setzt die neue BATESON-PUNNETT-sche Theorie voraus, daß die Faktorenkonstitution der P_1 -Eltern mit der Abweichung von dem normalen Zahlenverhältnis 1 : 1 : 1 : 1 bei der Gametenbildung der F_1 -Generation in Zusammenhang steht. Wenn die Formeln der gekreuzten P_1 -Typen $AABB$ und $aabb$ waren, so bildet die F_1 -Generation ($AaBb$) AB - und ab -Gameten in großem Überschuß. Waren die Formeln der P_1 -Typen $AABb$ und $aaBB$, so findet bei der F_1 -Generation ($AaBb$) eine starke Überproduktion der Gameten Ab und aB statt. Offenbar wird deshalb die Lage der Teilungsebenen, durch welche die 4 Quadranten abgegrenzt werden, mit Bezug auf die sich bei der Befruchtung verbindenden Gameten eine determinierte sein. Wir können annehmen, daß auf einem frühen embryonalen Entwicklungsstadium oder vielleicht auch später bei den Zellteilungen am fortwachsenden Scheitelpunkt die $n-1$ -Zellen,

welche die paternale (P_1) Faktorenkombination zeigen, durch sukzessive periklinale und antiklinale Teilungen der betreffenden, ursprünglichen Quadranten gebildet werden. Wie sich BATESON und PUNNETT den Vorgang vorstellen, suchen sie durch eine schematische Figur zu erläutern, die wir hier reproduzieren (Fig. 27). Es soll sich dabei nicht um mehr als um eine logische oder symbolische Erläuterung handeln. Wir sind, sagen die Verfasser, noch nicht imstande, uns irgendein einfaches System vorzustellen, durch welches die 4 ersten Quadranten durch zwei gleiche Teilungen gebildet würden. Offenbar werden sie durch zwei Zellteilungen gebildet. Bei der ersten Zellteilung wird die Stammzelle $AaBb$ wahrscheinlich in zwei Hälften von gleicher Kon-

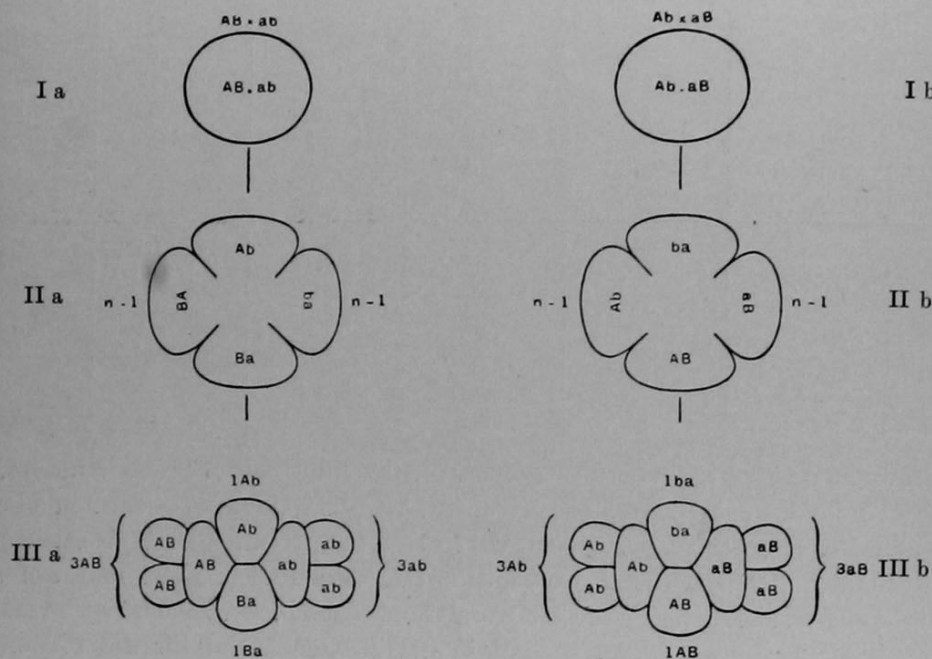


Fig. 27.

stitution $AaBb$ geteilt. Die zweite Teilung wird aber jede dieser beiden Tochterzellen in verschiedener Weise teilen, die eine $AaBb$ -Tochterzelle in die zwei Einzelzellen AB und ab und die andere $AaBb$ Tochterzelle in die Einzelzellen Ab und aB . Denn wenn die erste Teilung die Stammzelle $AaBb$ z. B. in die zwei Tochterzellen AB und ab teilen würde, so kann man sich nicht vorstellen, wie bei den darauffolgenden Teilungen die Zellsorten Ab , aB gebildet werden könnten. Sind drei Paar Faktoren vorhanden, so müssen drei aufeinanderfolgende Teilungen 8 genotypisch verschiedene Einzelzellen liefern usw. Wenn nun einmal alle Faktorenkombinationen, bei Dihybridismus die 4 Kombinationen AB , Ab , aB und ab , durch je eine Zelle, einen Sektor oder Quadranten repräsentiert sind, wenn diese „Spaltung“ stattgefunden hat, so mag dann in je zwei gegenüberliegenden Quadranten Zellvermehrung in der Weise stattfinden, daß in dem einen Falle (bei Dihybridismus und partieller Koppelung von Genen) auf $1Ab$ und $1Ba$ $3AB$ und $3ab$ und in dem andern Falle (bei partieller Repulsion) auf $1ba$ und $1AB$ $3Ab$ und $3aB$ kommen. Welcher Bildungsmodus stattfindet, darüber entscheidet, bei im übrigen gleichbleibendem Verlauf der Teilungen, die Art und Weise, wie die Stammzelle entstanden ist, in dem einen Falle aus $AB \times ab$, in dem andern aus $Ab \times aB$. Man vergleiche in der Fig. 27 I a mit II a und III a, sowie I b mit II b und III b.

Für weitere Überlegungen müssen wir auf die Originalabhandlung verweisen. Wir haben uns hier für unseren Zweck schon fast zu weit, mit BATESON und PUNNETT, auf rein spekulatives Gebiet hinausgewagt.

XXVII. Epistase und Hypostase (Bateson 1907) Faktorenhierarchie (Lang).

Wie im Artikel X und den folgenden dargelegt wurde, stellt die moderne Vererbungslehre in einem allelomorphen Paar von Merkmalen stets ein positives Gen einem negativen oder, besser ausgedrückt, dem Vorhandensein eines Gens (z. B. A) sein Fehlen (a) gegenüber. Im homozygotischen Zustand (AA) kommt das vorhandene Gen stets zur vollen Geltung. Im heterozygotischen Zustand (Aa) verhält sich der einzige unpaare Faktor A mit Bezug auf das oder die Außenmerkmale, die er hervorruft, verschieden. In gewissen Fällen läßt sich das Merkmal, das durch 1 A hervorgerufen wird (das sich also im heterozygotischen Zustande Aa befindet), nicht unterscheiden von dem Merkmal, das durch 2 A hervorgerufen wird (das also homozygotisch, AA , vertreten ist). Man spricht dann von vollkommener Dominanz des betreffenden Merkmals oder seines Gens A . In anderen Fällen ruft ein Gen (z. B. B), wenn es in der Einzahl, also heterozygotisch, Bb , vorhanden ist, die äußere Erscheinung, die durch BB zur Entfaltung gebracht wird, nur in abgeschwächtem Maße hervor, so daß man das heterozygotische Außenmerkmal, wie z. B. bei dem intermediären „*Mirabilis*-Vererbungstypus“, stets vom homozygotischen unterscheiden kann. Man kann dann von der größeren oder geringeren Prävalenz eines Gens, z. B. B oder C oder D usw., sprechen.

Zur Vermeidung von immer wiederkehrenden Mißverständnissen wollen wir nochmals ausdrücklich hervorheben, daß völlige Dominanz oder ein bestimmter Grad von Präpotenz ein Attribut ist, welches unter den nämlichen Umweltbedingungen für eine bestimmte Sorte von Genen charakteristisch ist. Zu den Umweltbedingungen für ein Gen gehört natürlich auch die Zusammensetzung der aus anderen Genen gebildeten Gesellschaft in der sich das untersuchte Gen befindet. Ist das Gen A in einer bestimmten Faktorengesellschaft, z. B. $BBCcDdEE$, und unter bestimmten anderweitigen Umweltbedingungen $a\beta\gamma\delta$ usw. im heterozygotischen Zustande vollkommen dominant, so ist es stets ausnahmslos in derselben Gesellschaft $BBCcDdEE$ und unter denselben anderweitigen Umweltbedingungen $a\beta\gamma\delta$ usw., vollkommen dominant. Die vollkommene Dominanz ist ein wesentliches, konstantes Attribut des Gens A . Ist das Gen B ein solches, welches im heterozygotischen Zustande Bb unter bestimmten Umweltbedingungen eine intermediäre Ausbildung des Außenmerkmals hervorruft (halbe Dominanz, Präpotenz), so gehört diese Form der Präpotenz zum spezifischen Wesen des Gens B .

Wir haben auch erfahren, daß verschiedene Faktoren, wenn sie gleichzeitig vorkommen, derart aufeinander einwirken können, daß ein ganz neues Außenmerkmal auftritt. Bedeutet z. B. A das Vorhandensein eines Gens für Bildung eines Leukokörpers und B das Vorhandensein eines Gens für ein Enzym, das den Leukokörper rot färbt, so müssen beide Gene vorhanden sein, um die rote Farbe hervorzurufen. Kommt A ohne B vor oder B ohne A , so blühen die Pflanzen weiß (siehe Artikel XXIII).

Es können nun bestimmte positive (d. h. vorhandene) Faktoren gegenseitig noch in einem andern Verhältnis stehen. Es kann in der betreffenden Faktoren-

gruppe eine Hierarchie, ein System der Überordnung (Epistase) und Unterordnung (Hypostase) bestehen. Ein Faktor B , welcher die Bildung von braunem Pigment hervorruft, kann damit bewirken, daß das auch vorhandene gelbe Pigment vollständig ununterscheidbar, vollkommen verdeckt wird (vollkommene Epistase). Ein anderer positiver Faktor A , welcher schwarzes Pigment bildet, kann dieses Pigment in so großer Menge bilden, daß daneben das braune Pigment für unser Auge gänzlich ununterscheidbar wird: vollkommene Epistase des Faktors A über den Faktor B , $A > B$; vollkommene Hypostase des Faktors B gegenüber A , $B < A$.

Vorhandene und fehlende Gene allelomorpher Paare stehen zueinander im Verhältnis vollkommener oder unvollkommener Dominanz oder Prävalenz.

Vorhandene, positive Gene verschiedener Natur, verschiedenen Wesens, verschiedener Paare von Allelomorpha können zueinander in dem hierarchischen Verhältnis der Epistase und Hypostase stehen.

Ein imaginäres Beispiel. Bei einer reinen, mit Bezug auf das Merkmal homozygotischen, gelben Organismenart (das Gelb gehört also zum unanalysierbaren, genotypischen Grundbestande der Art) tritt eine braune Mutation auf. Es ist das braune Gen B hinzugekommen. Der neue homozygotische, braune Biotypus hat also gegenüber der alten Grundart, welcher der braune Faktor B fehlt, die Differentialformel BB , die Grundart die Differentialformel bb (b Fehlen des Faktors B).

Nehmen wir weiter an, es trete im braunen Typus BB wiederum eine neue Mutation, diesmal eine schwarze auf. Es ist das schwarze, epistatische Gen A entstanden. Der neue, schwarze Biotypus hat, wenn er homozygotisch ist, die Formel $AABB$, die alte, gelbe Grundart die Formel $aabb$, weil ihr sowohl der schwarze Faktor A als der braune B fehlt.

Ich kreuze nun ein homozygotisches Exemplar der schwarzen, neuen Rasse $AABB$ mit einem Exemplar der gelben Stammform $aabb$, dann erhalte ich die uniforme F_1 -Generation $AaBb$, welche bei vollkommener Epistase von A über B und von B über die gelbe Grundfarbe einheitlich und gleichmäßig schwarz gefärbt ist.

Um nun zu erfahren, wie sich bei Inzucht die F_2 -Generation gestaltet, wollen wir das Schachbrettschema anfertigen.

$$\begin{array}{l} F_1\text{-Generation: } AaBb \quad \times \quad AaBb \\ \text{Gameten:} \quad \left. \begin{array}{l} AB \\ Ab \\ aB \\ ab \end{array} \right\} \times \left\{ \begin{array}{l} AB \\ Ab \\ aB \\ ab \end{array} \right. \end{array}$$

Fortsetzung nächste Seite (87) oben: Zygotentabelle. Schachbrettschema.

Wir erhalten also in der spaltenden F_2 -Generation drei Phänotypen, den schwarzen, braunen und gelben, im Zahlenverhältnis von 12 : 3 : 1. Der gelbe

Stammtypus *aabb* tritt homozygotisch durchschnittlich in einem unter 16 F_2 -Exemplaren als rezessiver Resurgent wieder auf.

Zygotentabelle. Schachbrettschema der F_2 -Generation.

Gameten	<i>AB</i>	<i>Ab</i>	<i>aB</i>	<i>ab</i>
<i>*AB</i>	<i>AABB</i> schwarz	<i>AABb</i> schwarz	<i>AaBB</i> schwarz	<i>AaBb</i> schwarz
<i>Ab</i>	<i>AABb</i> schwarz	<i>AAbb</i> schwarz	<i>AaBb</i> schwarz	<i>Aabb</i> schwarz
<i>aB</i>	<i>AaBB</i> schwarz	<i>AaBb</i> schwarz	<i>aaBB</i> braun	<i>aaBb</i> braun
<i>ab</i>	<i>AaBb</i> schwarz	<i>Aabb</i> schwarz	<i>aaBb</i> braun	<i>aabb</i> gelb

Aber auch die Epistase kann, wie die Dominanz, eine unvollkommene sein. Nehmen wir an

1. der schwarze Faktor *A* bilde heterozygotisch nur eine schwärzliche Farbe (*Aa*),
2. der braune Faktor *B* bilde heterozygotisch (*Bb*) nur eine bräunliche Farbe,
3. der schwarze Faktor *A* bilde eine vollkommen tiefschwarze Farbe nur, wenn er homozygotisch (*AA*) mit dem homozygotischen Faktor für Braun (*BB*) vorkommt. Wie gestalten sich dann die Verhältnisse in der F_1 - und in der F_2 -Generation?

$F_1 = AaBb$ wird uniform schwärzlich-bräunlich.

Wie F_2 wird, zeigt uns für diesen Fall das nachfolgende Schachbrett-Schema.

<i>AABB</i> vollkommen tiefschwarz	<i>AABb</i> schwarzbräunlich	<i>AaBB</i> schwärzlich-braun	<i>AaBb</i> schwärzlich-bräunlich
<i>AABb</i> schwarzbräunlich	<i>AAbb</i> schwarzelb (dunkelgrau)	<i>AaBb</i> schwärzlich-bräunlich	<i>Aabb</i> schwärzlich-gelb (hellgrau)
<i>AaBB</i> schwärzlich-braun	<i>AaBb</i> schwärzlich-bräunlich	<i>aaBB</i> braun	<i>aaBb</i> bräunlich (braungelb)
<i>AaBb</i> schwärzlich-bräunlich	<i>Aabb</i> schwärzlich-gelb (hellgelb)	<i>aaBb</i> bräunlich (braungelb)	<i>aabb</i> gelb

Ziehen wir zusammen, so erhalten wir durchschnittlich auf je 16 F_2 -Exemplare:

- 1 Ex. *AABB* = vollkommen tiefschwarz
- 2 „ *AABb* = schwarzbräunlich
- 1 „ *AAbb* = schwarzelb (dunkelgrau)
- 2 „ *AaBB* = schwärzlich-braun

4 Ex.	$AaBb$	= schwärzlich-bräunlich
2 „	$Aabb$	= schwärzlich-gelb (hellgrau)
1 „	$aaBB$	= braun
2 „	$aaBb$	= braungelb
1 „	$aabb$	= gelb.

Wir erhalten also eine Musterkarte von 9 verschieden gefärbten Phänotypen von dem tiefschwarzen (dihomozygotischen) Extrem bis zum andern, dem gelben (dihomozygotischen) Extrem durch das reine (dihomozygotische) Braun hindurch.

Unser fiktiver Fall, zu dessen Vorführung^r uns indessen zahlreiche, analoge, experimentell tatsächlich und sorgfältig festgestellte Vorkommnisse im Tier- und Pflanzenreich durchaus berechtigen, ist außerordentlich lehrreich, weil er zeigt, wie schon bei Dihybridismus, bei unvollkommener Präpotenz und unvollkommener Epistase bei einer uniform intermediären F_1 -Generation, in der multiformen F_2 -Generation relativ zahlreiche, abgestufte Merkmalsnuancen auftreten können, die fast an fluktuierende Variation erinnern. Und dies ohne irgendwelche Beeinträchtigung der für die alternative Vererbung gültigen Gesetze der Selbständigkeit und freien Kombinierbarkeit der Faktoren und bei voller Gültigkeit des Prinzips der Bildung reiner Gameten.

Der Leser stelle sich vor, wie sich die Verhältnisse gestalten würden, wenn noch mehr Faktoren im Spiele wären, etwa besondere Faktoren für hellbraun, dunkelbraun, rotbraun, orange, ockergelb, schwefelgelb usw.

Kämen zu den Äußerungen der an sich unveränderlichen, konstanten erblichen Faktoren noch modifizierende, nuancierende Einflüsse der Umwelt, zu den abgestuften Variationen der F_2 -Generation noch viel feiner, wenn auch vielleicht in engeren Grenzen, sich geltend machende Wirkungen von Umweltbedingungen hinzu, die ja nie absolut identisch sind, so kann in der Tat schon bei Dihybridismus in der F_2 -Generation eine vollkommene Abstufung, eine lückenlose Nuancierung der Merkmale in die Erscheinung treten.

Epistase und Hypostase können aber nicht bloß dadurch zustande kommen, daß eine Eigenschaft, die ihr Erscheinen einem positiven Gen verdankt, durch eine andere Außeneigenschaft, welche durch ein anderes positives Gen hervorgerufen wird, verdeckt wird. Es gibt noch andere Systeme der Faktorenhierarchie. Eines der instruktivsten ist wohl dasjenige, das sich auf die Hemmungsgene der Bänderung bezieht, die ich durch umfangreiche, mehr als 15 Jahre dauernde Zuchtexperimente bei unseren Hain- und Gartenschnecken erforscht habe. Es gibt, z. B. bei *Tachea nemoralis*, ein Hemmungsgen, nennen wir es C , welches die Bildung der Bänder 1 und 2 (der beiden oberen Bänder) verhindert (Fig. 28, III). Fehlt dieses Gen, so treten alle 5 Bänder (1 bis 5) auf (IV). Sodann gibt es ein Gen B ,

welches die Entwicklung der Bänder 1, 2, 4 und 5 (also der beiden obern und der beiden untern Bänder) vollkommen verhindert, so daß nur das Mittelband 3 zur Ausbildung gelangt (Fig. 28, II). Und es gibt auch ein Gen — erteilen wir ihm das Symbol *A* —, welches die Bildung aller 5 Bänder verhindert, so daß ein ganz unbändertes Gehäuse zustande kommt (Fig. 28, I). Hier herrscht vollkommene Dominanz und vollkommene Epistase. Wenn der Faktor *A* homozygotisch oder heterozygotisch vorhanden ist, so fehlt stets jegliches Band, mag noch der Faktor *B* oder der Faktor *C* oder beide zusammen hinzukommen oder nicht.

Wenn der Faktor *A* die Bildung aller Bänder verhindert hat, so haben die Faktoren *B* und *C* kein Wirkungsfeld mehr. Oder: wenn zu dem Faktor *B* auch noch der Faktor *A* hinzutritt, so löscht dieser auch

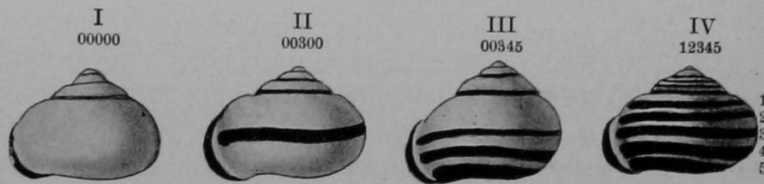


Fig. 28.

4 Phänotypen von *Tachea nemoralis*-Gehäusen. I. Ungebändert, mit dem Gen *A*. II. Einbändig, mit Band 3; ohne das Gen *A* mit Gen *B*. III. Dreibändig, mit den Bändchen 3, 4, 5; ohne die Gene *A* und *B*, mit Gen *C*. IV. Fünfbändig, ohne die Gene *A*, *B* und *C*, also *aabbcc*.

das einzige noch übrig gebliebene Band aus. Eine fünfbändige Schnecke (Fig. 28, IV) hat die Formel *aabbcc*, weil alle Hemmungsfaktoren der Bänderung fehlen und die fünf Bänder der Stammform sich frei entfalten können. Eine völlig bänderlose Schnecke aber kann folgende, verschiedene Formeln haben: *AABBCC*, *AaBBCC*, *AABbCC*, *AaBBCC*, *AABbCC*, *AabbCC*, *AABBCC*, *AABBcc*, *AABbCc*, *AABbcc*, *AaBbCc*, *AAbbCc*, *Aabbcc*, *Aabbcc*. Die verschiedenen Kreuzungsexperimente erbringen hierfür den Nachweis. — Die Faktorenhierarchie ist also im vorliegenden Falle: *A* (Bänderlosigkeit) $>$ *B* Fehlen von Band 1, 2, 4 und 5 $>$ *C* Fehlen von Band 1 und 2. Kreuzen wir eine trihomozygotische, bänderlose Schnecke *AABBCC* mit einer komplett rezessiven und komplett hypostatischen und also eo ipso trihomozygotischen, fünfbändigen Schnecke *aabbcc*, so erhalten wir eine triheterozygotische F_1 -Generation *AaBbCc*, welche uniform unbändert ist.

Diese F_1 -Generation bildet 8 Sorten männliche und 8 Sorten weibliche, reine Gameten, alle 8 Sorten durchschnittlich (bei Panmixie) in gleicher Zahl, nämlich: 1. *ABC*, 2. *ABc*, 3. *AbC*, 4. *Abc*, 5. *aBC*, 6. *aBc*, 7. *abC*, 8. *abc*. Es entstehen mithin bei panmiktischer Befruchtung $8 \times 8 = 64$ Gametenkombinationen in durchschnittlich gleich starker Frequenz. Man hat also eine Schachbrettabelle von 64 Feldern anzufertigen und auf die 64 Felder die 64 Kombinationsformeln: *AABBCC*, *AABBCC*, *AABbCC*, *AABbCc* usw. bis *aabbcc* einzutragen und unter jede Formel die ihr entsprechende äußere Erscheinung des Schneckengehäuses. Dann wird man finden, daß auf je 64 Schnecken 58 bänderlos sind (alle, welche den Faktor *A* enthalten), ferner 8 Exemplare einbändig, mit dem 3. Band (alle diejenigen, welche den Faktor *A* nicht, dagegen den Faktor *B* enthalten), sodann 3 Exemplare mit 3 Bändern, nämlich Band 3, 4 und 5 (alle, welche die Faktoren

A und *B* nicht, dagegen den Faktor *C* enthalten) und ein einziges fünfbandriges Exemplar, welches trihomozygotisch rezessiv ist, welchem alle 3 Hemmungsgene *A*, *B* und *C* fehlen, welches die Formel *aabbcc* besitzt.

XXVIII. Verschiedene Formen der Latenz.

Der Begriff Latenz ist, wie JOHANNSEN mit Recht sagt, in voller Auflösung begriffen. Die ersten Versuche zu einer genaueren Analyse auf experimenteller Grundlage verdanken wir BATESON und dann besonders SHULL.

SHULL unterscheidet vier Arten von Latenz. Die erste, Latenz infolge Separation, kennen wir schon. Ein positives Allelomorph kann für sich allein keine äußere Manifestation hervorrufen, es wird erst patent, wenn es mit einem andern zusammentrifft. Bei diesem Latenztypus entstehen bei Dihybriden anstatt des theoretischen $9 : 3 : 3 : 1$ die Zahlenverhältnisse $9 : 3 : 4$ oder $9 : 7$, bei Trihybriden anstatt der Ratio $27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1$ die Zahlenverhältnisse $27 : 9 : 9 : 3 : 16$ und $27 : 9 : 28$.

Ein zweiter Typus ist nach SHULL die Latenz infolge Kombination. Ein positives, dominantes Gen *A* bedingt ein bestimmtes sichtbares Merkmal nur, wenn es heterozygotisch mit seinem Antagonisten *a* zusammen vorkommt. Verbinden sich zwei Gameten mit dem dominanten Gen *A* zu einer Homozygote *AA*, so wirken die identischen Gene hemmend aufeinander ein und es gelangt das Merkmal nicht zur Manifestation. Es entstehen bei diesem Latenztypus die Zahlenverhältnisse $1 : 1; 3 : 3 : 2; 18 : 18 : 6 : 6 : 16$.

Einen dritten Typus bildet die Latenz infolge Hypostasis (BATESON). Ein Merkmal ist zwar vorhanden, aber kann nicht unterschieden, nicht gesehen werden, weil es von einem andern Merkmal verdeckt wird. Schwarzes Pigment verbirgt, verdeckt braunes; dunkel orange läßt daneben existierendes gelb nicht zur Geltung kommen. Es kann so das Zahlenverhältnis $12 : 3 : 1$ zustande kommen.

Eine vierte Form von Latenz ist die Modifikations- oder Fluktuationslatenz. Beispielsweise kann eine Eigenschaft (Modifikation), die beim Elter infolge günstiger Lebenslage voll entfaltet war, beim Kinde infolge ungünstiger Lebenslage verkümmert sein, aber beim Enkel infolge günstiger Lebensbedingungen sich wieder voll und ganz manifestieren.

XXIX. Die Hypothese der Polymerie (H. Nilsson-Ehle 1908, 1909, East 1910, Arnold Lang 1910). Homomerie (Plate 1913).

Diese Hypothese, welche sich rasch konsolidiert hat und viele Vererbungserscheinungen (so namentlich die vermeintliche Konstanz von Bastardformen) von MENDELSchen Gesichtspunkten aus erklärt, die früher einer solchen Erklärung nicht zugänglich zu sein schienen, wird in einem besonderen Kapitel des speziellen Teiles ausführlich dargelegt.

Hier soll vorläufig nur die Grundidee an fiktiven Beispielen schematisch erläutert werden. H. NILSSON-EHLE zeigte zuerst für gewisse Merkmale von Getreide-

mit 64 Feldern) leicht berechnen. Wir erhalten 6 Abstufungen von rot in folgender Frequenz:

F_2 -Generation bei Trimerie.

Zahl der Genomeren	6 Geno- mere	5 Geno- mere	4 Geno- mere	3 Geno- mere	2 Geno- mere	1 Geno- mer	kein Ge- nomer
Farbenabstufungen	$\frac{6}{6}$ vollrot	$\frac{5}{6}$ vollrot	$\frac{4}{6}$ vollrot	$\frac{3}{6}$ vollrot (inter- mediär)	$\frac{2}{6}$ vollrot	$\frac{1}{6}$ vollrot	weiß
Zahl der Individuen (Varianten) pro 64	1	6	15	20	15	6	1

Wir fügen nun nur noch die Tabelle der 10 Abstufungen von rot an und ihrer Frequenzen, die man bei Pentamerie (bei 5 Genomerenpaaren) erhält.

F_2 - Generation bei Pentamerie.

Zahl der Genomeren in jeder Klasse	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	0
Farbenabstufungen (Klassen)	$\frac{10}{10}$ voll- rot	$\frac{9}{10}$ voll- rot	$\frac{8}{10}$ voll- rot	$\frac{7}{10}$ voll- rot	$\frac{6}{10}$ voll- rot	$\frac{5}{10}$ voll- rot	$\frac{4}{10}$ voll- rot	$\frac{3}{10}$ voll- rot	$\frac{2}{10}$ voll- rot	$\frac{1}{10}$ voll- rot	weiß
Zahl der Individuen in jeder Klasse, pro 1024	1	10	45	120	210	252	210	120	45	10	1

Wir merken sofort, daß 1. bei Polymerie mit zunehmender Zahl der Genomeren die durch echt MENDELSche Spaltung in der F_2 -Generation entstehende Multiformität immer feiner abgestuft wird, und daß diese fein abgestufte, auf erblichen Faktoren beruhende Variationsreihe ganz den Charakter einer kontinuierlichen, durch äußere Einflüsse entstehenden Modifikationsreihe annimmt, 2. daß ebenfalls mit zunehmender Zahl der Genomeren die relative Häufigkeit der Vertreter (die relative Frequenz) der intermediären Mittelklassen stark progressiv zunimmt, so daß in kleinen Populationen meist nur die intermediären Mittelklassen, welche mit der elterlichen Bastardgeneration (F_1 -Generation) übereinstimmen, vertreten sein werden. Für die Nachkommenschaft der intermediären F_2 -Heterozygoten wird wieder dasselbe gelten, wie für die Nachkommenschaft der intermediären F_1 -Heterozygoten usf. Das heißt, die Vererbung bei Polymerie kann (und muß evtl.) den Eindruck einer intermediären Vererbung mit Konstanz der Bastardform erwecken.

Bei Pentamerie treten, wie wir gesehen, unter 1024 F_2 -Individuen, den Nachkommen einer intermediären, blaßroten F_1 -Bastardgeneration, 672 Individuen auf, welche blaßrot ($\frac{4}{10}$ — $\frac{6}{10}$ vollrot) sind. Zählt man dazu noch die $\frac{3}{10}$ und $\frac{7}{10}$

vollroten Individuen (zusammen 240), die sich auch nur wenig deutlich von den exquisit intermediären unterscheiden werden, so erhält man unter 1024 F_2 -Individuen 912 von mehr oder minder ausgesprochen intermediärem Gepräge. Nur ein Exemplar ist vollrot und nur ein Exemplar ist reinweiß. In kleinen Populationen werden also die extremen Typen, die extremen Minus- und Plus-Varianten, die um so seltener sein müssen, je extremer sie sind, für gewöhnlich gar nicht auftreten. Und wenn sie gelegentlich auftreten, dann wird man entweder von Atavismen oder von Mutationen sprechen. Frage: Wie wird die aus sechs Kindern bestehende Nachkommenschaft eines Mulattenehepaares von typisch intermediärer Hautfarbe bei Pentamerie aller Wahrscheinlichkeit nach aussehen? Die Antwort wird jedem Leser leicht fallen.

Was man dagegen bei sorgfältiger Prüfung und bei aller Würdigung des modifizierenden Einflusses verschiedener Umweltbedingungen auch bei kleineren Populationen relativ leicht sollte feststellen können, auch bei weitgehender Polymerie (Pentamerie, Hexamerie usw.), ist die, verglichen mit der F_1 -Generation, sehr viel stärkere Variabilität der intermediären F_2 -Generation. Eine Frage, die wir nicht weiter diskutieren wollen, die auch nur von sekundärer Bedeutung ist, ist die, ob die verschiedenen Genomeren die gleich große Potenz haben, d. h. ob die Genomeren $A_1 A_2 A_3$ usw. stets die gleiche Dosis Außenerscheinung hervorrufen, was sehr unwahrscheinlich ist. Die äußerst schwere Entscheidung wird von Fall zu Fall getroffen werden müssen. Sie wird nur durch sorgfältigste Untersuchungen an besonders günstigem Material einwandfrei zu erreichen sein.

Wie mir (LANG 1912) der nächstliegende Erklärungsversuch der Tatsache, daß zwei oder mehr eventl. sehr heterogene Außenmerkmale sich wie eine Erbeinheit verhalten, die Annahme zu sein scheint, daß zwar verschiedene Gene für die verschiedenen Außenmerkmale einer Erbeinheit vorhanden sind, daß sie aber alle in einer und derselben Einheit der Vererbungssubstanz, der Chromatinsubstanz, in einem und demselben Chromosoma ihren Sitz haben, so scheint mir umgekehrt die nächstliegende Erklärung der Erscheinungen der Polymerie die zu sein, daß in zwei oder mehreren Chromosomen verschiedener Paare identische oder nur in ihrer quantitativen Potenz verschiedene Gene vorkommen.

Schließlich will ich noch bemerken, daß mit der Polymerie äußerlich nahe verwandte Erscheinungen solche sind, wo die einzelnen Gene (resp. Genome) sich in ihren Äußerungen auch qualitativ voneinander unterscheiden, aber nur sehr wenig.

XXX. Die drei Hauptsätze der modernen, experimentellen Vererbungslehre.

Aus den bisher in aller Kürze zusammengefaßten Resultaten der experimentellen Vererbungsforschung scheinen sich drei Hauptsätze herauszukristallisieren, deren Bedeutung ich am objektivsten dadurch zu kennzeichnen vermeine, daß ich sage: sie sind wohl mehr als bloße Regeln, können

aber zur Zeit doch noch nicht als Gesetze bezeichnet werden¹⁾.

A. Der Satz vom Vorhandensein autonomer und frei kombinierbarer Gene oder Erbfaktoren, welche den durch unsere Sinne unterscheidbaren Merkmalen oder Gruppen von Merkmalen (Außenmerkmalen, BAUR) der Organismen zugrunde liegen. Vielleicht entsprechen die Chromosomen als Einheiten der Vererbungssubstanz diesen züchterisch-experimentell nachgewiesenen Erbfaktoren oder fallen als deren Vehikel mit ihnen zusammen.

B. Der Satz von der Uniformität²⁾ (Lang 1906) oder Isotypie (Correns 1912) der F_1 -Bastardgeneration aus der Kreuzung von zwei vollkommen homozygotischen Elternsippn unter übereinstimmenden Umweltbedingungen. Es besteht also für solche P_1 -Eltern, die miteinander gekreuzt eine F_1 -Generation bilden, deren Variabilität über die durch Verschiedenheit der Lebenslage bedingte Modifikabilität hinausgeht, der starke Verdacht, daß sie, entweder beide oder doch einer von ihnen, nicht vollkommen homozygotisch sind.

C. Der Mendelsche Satz von der Bildung reiner Gameten (Spaltungsgesetz). Wenn bei der Befruchtung zwei positive, homologe Gene ($A + A$ oder $B + B$ oder $C + C$ usw.) oder ein positives (vorhandenes) und negatives (fehlendes) Gen ($A + a$ oder $B + b$ oder $C + c$ usw.) zusammentreten und so Homozygoten oder Heterozygoten entstehen, so erhält sich dieser homozygotische oder heterozygotische Zustand der verschiedenen Faktorenpaare in allen Zellen des sich ent-

¹⁾ Ein Naturgesetz weist die nämliche Erscheinung für dasselbe Ding unter denselben Bedingungen als ausnahmslos allgemein eintretend nach. Jedes spezielle Naturgesetz deckt sich und muß sich vollkommen decken mit dem allgemeinen Kausalitätsgesetz. Von einer Regel sprechen wir, wenn das scheinbar gleiche Ding sich unter scheinbar übereinstimmenden Bedingungen in der Mehrzahl der Fälle in scheinbar identischer Weise manifestiert. CORRENS, der von unsern drei Sätzen als von Gesetzen spricht, sagt: „Ein ‚Gesetz‘ soll aber keine Ausnahme haben. Gewiß, das, was MENDEL gefunden hat, läßt sich (vielleicht nur einstweilen) nicht allgemein auf jede Eigenschaft anwenden; für die einzelne Eigenschaft aber, für die sie nachgewiesen sind, sind es wirkliche Gesetze. Der Bastard zwischen der Brennessel mit gezähnten und der mit ganzrandigen Blättern hat stets gezähnte Blätter und gibt als Nachkommenschaft stets ein Individuum mit ganzrandigen Blättern auf drei mit gezähnten. Das ist ein Gesetz, keine Regel.“ Das läßt sich gewiß hören und charakterisiert trefflich die Sachlage. Man wende uns nicht ein, daß z. B. Weiß (bei Vögeln, Schmetterlingen) bald dominant, bald rezessiv ist. Ist einmal bei einem Tiere rezessives Weiß nachgewiesen, so zeigt es sich, daß es in der ganzen Descendenz ausnahmslos rezessiv bleibt und sicher auch in der Aszendenz rezessiv war. Dasselbe gilt mutatis mutandis für das dominante Weiß. Beide sind genotypisch konstant verschieden, wenn auch phänotypisch vielleicht ununterscheidbar. Man wird wohl sicher mit der Zeit dazu kommen, beide auch mit anderen Mitteln als dem der Kreuzungsanalyse, zu unterscheiden.

²⁾ CORRENS sagt (1912, S. 28): „Dies hat A. LANG das Gesetz der Uniformität der Bastarde genannt; Gesetz der Isotypie würde den militärischen Beigeschmack vermeiden.“ Diese Kritik des Reichsdeutschen ruft bei mir, dem Schweizer, gemischte Gedanken und Gefühle hervor. Ich war jedenfalls nicht in Uniform und keineswegs in kriegerischer Stimmung, als ich die Uniformität hervorhob. Aber offenbar führt ein jeder alte Eidgenosse, auch der phänotypisch friedlichste, kryptomer ein Jahrhunderte altes militaristisches Gen mit sich, das als Mutation zum erstenmal vielleicht zu Wilhelm Tells Zeiten in die Erscheinung trat.

wickelnden Körpers, bis die Zellen der Keimbahn wieder befruchtungsfähige Gameten bilden. Dabei spaltet jedes Faktorenpaar. Von jedem homozygotischen Faktorenpaar gelangt ein Gen in eine Gamete und das andere, sein Partner, in eine Schwestergamete. Jede heterozygotische Gametenmutterzelle bildet zwei Gameten, von denen die eine das einzig vorhandene, unpaare, positive Gen zugeteilt erhält, während die andere leer ausgeht. (Man drückt sich auch so aus, daß sie das negative Gen erhält.) Die Gameten haben also eine einfache Faktorengarnitur. Bei der panmiktischen Befruchtung kombinieren sich die homologen Faktoren frei. Geschieht dies bei den Gameten einer mono- oder di- oder polyhybriden F_1 -Bastardgeneration, so tritt in der F_2 -Generation eine durchaus gesetzmäßige Multiformität, eine Heterotypie, eine Spaltung in verschiedene Phänotypen in ganz bestimmten, durchschnittlichen Zahlenverhältnissen auf. Der einfachste Fall ist der des Monohybridismus bei vollkommener Dominanz des vorhandenen Faktors. Es entstehen dann in der F_2 -Generation die beiden großerterlichen Typen, der dominante Phänotypus zum rezessiv resurgenten im MENDELschen Zahlenverhältnis von 3:1. Ein nach einer Richtung sehr komplizierter Fall ist der von Polymerie bei zahlreichen Genomeren für eine und dieselbe Eigenschaft und intermediärer Wirkung der heterozygotischen Faktoren. Es entsteht dann in der F_2 -Generation eine fein abgestufte Multiformität, wobei eine durchaus binomiale Verteilung der Klassenfrequenzen, die größte Frequenz in der polyheterozygotischen Mittelklasse, der Kurvengipfel über dieser Mittelklasse, zustande kommt.

Es ist möglich, vielleicht sogar wahrscheinlich, daß es sich bei den meisten Artkreuzungen im Wesentlichen nur um nach verschiedenen Richtungen hin komplizierte Fälle von MENDELschem Polyhybridismus (einschließlich Polymerie) handelt.

XXXI. Geschlechtsbestimmung und Geschlechtsvererbung. Geschlechtsvererbung und Mendelismus.

Das Gebiet der Geschlechtsbestimmung ist das Eldorado des Aberglaubens und der Unwissenschaftlichkeit. Nach BLUMENBACH (1791) hat schon der Leydener Professor der Anatomie DRELINCOURT von 262 verschiedenen Theorien der Bestimmung des Geschlechtes gesprochen, die bis zu seiner Zeit aufgestellt worden seien. Erst in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts machte sich neben dem stets noch vorwiegenden Dilettantismus auch das Bestreben nach einer gründlicheren, kritischeren Behandlung des Problems geltend, das am deutlichsten in der am Schlusse der Epoche (1899) erschienenen verdienstvollen Abhandlung von CUÉNOT zum Ausdruck kam. Man wird auch stets mit großem Interesse die vortreffliche, historisch-kritische Zusammenfassung von M. VON LENHOSSÉK (1903) über „Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen“ zu Rate ziehen. Seitdem ist das Geschlechtsproblem, man darf das wohl nun endlich zuversichtlich sagen, Neuland des

Wissens und systematischer, wissenschaftlicher Forschung geworden, so gut wie irgendein anderes biologisches Problem.

Wir werden die eine, uns besonders interessierende Seite der Frage, die bedeutsame *Gonochromosomentheorie der Geschlechtsvererbung*, die in erster Linie mit dem Namen WILSON verknüpft ist, und welche sozusagen täglich an sicherem Boden gewinnt, in einem besonderen Kapitel des speziellen Teils ausführlich darlegen. Hier kann es sich ja nur darum handeln, uns vorläufig in dem modernen Stand des uralten Problems etwas zurechtzufinden und einige Seiten der Frage kurz zu erörtern, auf die wir später nicht mehr zurückkommen können.

Es ist wohl fast selbstverständlich, daß sich beim Fortschreiten der MENDELschen Erbllichkeitsforschung verschiedenen Biologen die Frage aufdrängte, ob nicht — im Gegensatz zu einer weitverbreiteten Ansicht — das Geschlecht erblich und von besonderen, festen, geschlechtsbestimmenden Genen in den Gameten abhängig sei. Eine solche Frage schien schon deshalb berechtigt, weil die Evidenz vieler Tatsachen im Laufe der Zeit immer zwingender zu der Überzeugung führte, daß das Geschlecht, um die HAECKERSche Terminologie anzuwenden, *progame* bestimmt sei, d. h. daß die Gameten schon vor der Befruchtung für ein bestimmtes Geschlecht determiniert seien¹⁾. Dieser Auffassung stehen die beiden andern gegenüber, daß die Geschlechtsbestimmung erst bei der Befruchtung erfolge (*syngame Geschlechtsbestimmung*), oder daß über das Geschlecht erst nach der Befruchtung, während der Entwicklung, entschieden werde (*epigame Geschlechtsbestimmung*), wobei äußere Faktoren maßgebend wären (Temperatur, Nahrung usw.). Eine epigame Geschlechtsbestimmung hat jedoch bis jetzt in keinem einzigen Falle einwandfrei nachgewiesen werden können.

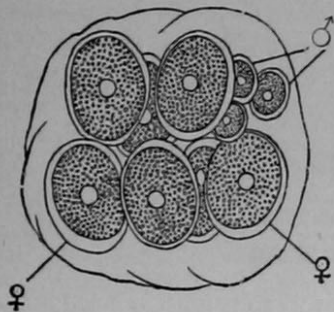


Fig. 29.

Eikokon von *Dinophilus apatris*, mit größeren weiblichen (♀) und kleineren männlichen (♂) Eiern.

Nach KORSCHULT.

Für die *progame* und gegen die *syngame* und *epigame* Geschlechtsbestimmung spricht zunächst das Vorkommen, in einzelnen Abteilungen des Tierreichs, wie z. B. bei *Dinophilus* (Fig. 29), *Phylloxerinen* und *Rädertieren* von schon vor der Befruchtung geschlechtlich differenzierten Eiern, von schon äußerlich leicht unterscheidbaren, größeren, weiblichen Eiern, aus denen ausnahmslos nur Weibchen hervorgehen, und von kleineren, männlichen Eiern, die sich ebenso ausnahmslos, mögen die Umweltverhältnisse sich gestalten, wie

sie wollen, zu Männchen entwickeln. Hierher gehört auch das Vorkommen von in ihrer Chromosomenkonstitution verschiedenen zwei Sorten von männlichen

¹⁾ Es kann dann das Geschlecht bei den männlichen Gameten bestimmt sein (*arrhenoprogame Geschlechtsbestimmung*, HAECKER) oder bei den weiblichen, den Eiern (*thelyoprogame Geschlechtsbestimmung*). Oder es sind sowohl die Spermien wie die Eier schon geschlechtlich determiniert (*diplo- oder amphiprogame Geschlechtsbestimmung*).

Gameten, das jetzt namentlich bei zahlreichen Insekten nachgewiesen worden ist, und das nicht anders gedeutet werden kann, als daß die eine Sorte bei der Befruchtung der indifferenten Eier Männchen, die andere Weibchen erzeugt.

Gegen eine epigame Geschlechtsbestimmung spricht dann auch jene hochinteressante Gruppe von Erscheinungen, bei denen die aus einem und demselben befruchteten Ei hervorgehenden, durch ungeschlechtliche Fortpflanzung (Zerfall, Teilung, Knospung) entstehenden mehrfachen Individuen stets eines und desselben Geschlechtes, entweder alle männlich oder alle weiblich sind. Es besteht also in allen diesen Fällen von einseitiger Geschlechtsbildung bei ungeschlechtlicher Vermehrung von Entwicklungsstadien ein echter Generationswechsel. Die sicheren Fälle sind unter dem Namen der Polyembryonie (P. MARCHAL) und Germinogonie (BRANDES) bekannt geworden. Um leicht verständlich zu machen, um was es sich handelt, wollen wir daran erinnern, daß es (DRIESCH, HERBST, ROUX, MORGAN, WILSON, BATAILLON usw.) bei verschiedenen Tierarten gelungen ist, künstlich Blastomeren des Zweiblastomerenstadiums oder des Vierblastomerenstadiums zu isolieren und aus den isolierten Blastomeren Embryonen oder Larven zu züchten, welche abgesehen von ihrer geringeren Größe in jeder Beziehung ganz normal waren. Hier handelt es sich um künstliche Vermehrung der Individuenzahl, um künstliche ungeschlechtliche Fortpflanzung. Auch in der freien Natur können solche gewaltsame Erscheinungen eintreten. So hat es CHUN wahrscheinlich gemacht, daß Furchungsstadien von Rippenquallen (Ctenophoren) durch den Wellenschlag desaggregiert werden und daß die einzelnen Stücke sich trotzdem weiter entwickeln können. Bei manchen niederen Tieren (gewissen Würmern, Bryozoen, Tunicaten) ist diese Aufteilung des Zellenmaterials jüngerer oder älterer Entwicklungsstadien mit Weiterentwicklung der Bruchteile ein ganz normaler Vorgang. Wir zitieren hier nur den durch KLEINENBERG nachgewiesenen Fall der normalen Teilung des ganz jungen Keimes des Regenwurms *Lumbricus trapezoides* in zwei sich völlig trennende Zwillingsembryonen, von denen ein jeder sich normal weiter entwickelt. Die Geschlechtsverhältnisse der sich aus den Keimfragmenten entwickelnden Individuen sind in den bis jetzt behandelten Fällen nicht bekannt. Manche der erwähnten Formen sind übrigens hermaphroditisch. Dagegen sind wir in den beiden nachfolgenden Gruppen von Fällen der „Polyembryonie“ oder „Germinogenie“ über gewisse Geschlechtsverhältnisse der aus Fragmenten eines und desselben Keimes entstehenden Individuen getrennt geschlechtlicher Arten genau orientiert.

1. Gruppe. Polyembryonie bei parasitischen Hymenopteren aus den Familien der Chalcidien und Proctotrypiden nach den Untersuchungen von PAUL MARCHAL und SILVESTRI.

Ich wähle als Beispiel den Fall von *Encyrtus (Ageniaspis) fuscicollis* nach

Arnold Lang, Experimentelle Vererbungslehre.

P. MARCHAL. Die Weibchen dieses winzigen, fast mikroskopischen Insektes durchbohren mit ihrem Legestachel die Eischale der Eier gewisser Motten (von *Hyponomeutus*-Arten), welche von diesen Kleinschmetterlingen im Sommer in Paketen auf die Rinde der Zweige gewisser Bäume und Sträucher, mit Vorliebe des Spindelbaumes (*Euonymus*) abgesetzt werden. Durch die Legeröhre wird ein *Encyrtus*-ei in den Dotter des

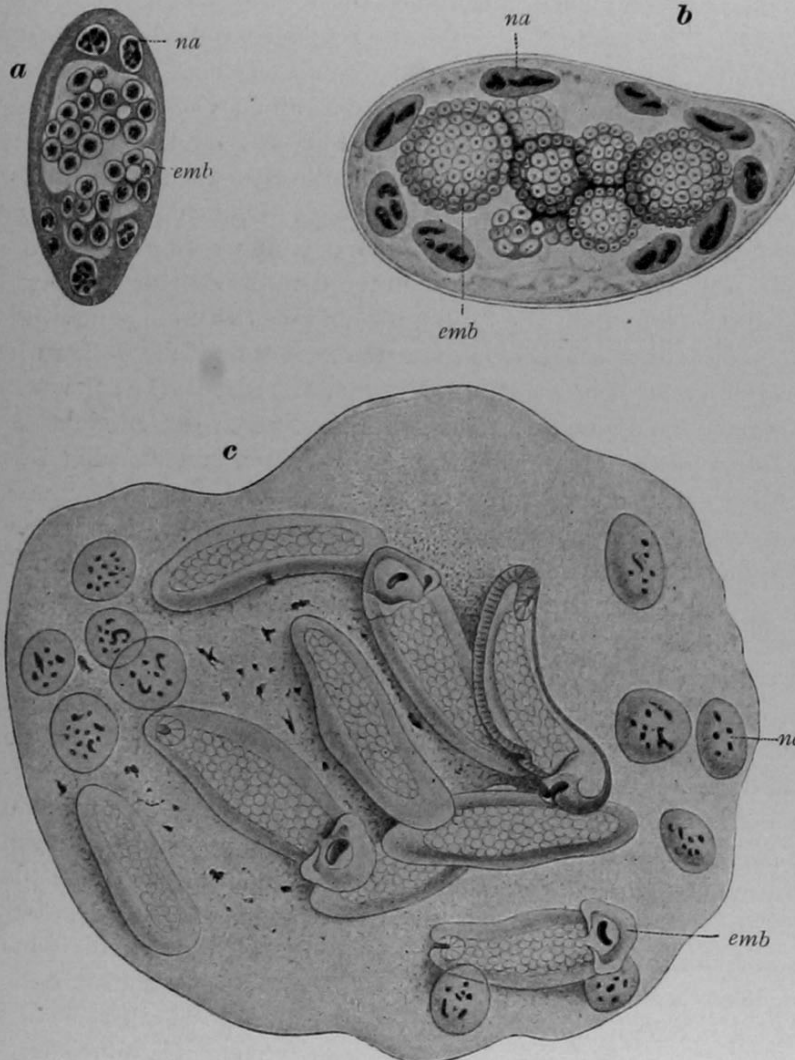


Fig. 30. a, b und c.

Drei Stadien der Entwicklung von *Polygnotus minutus*. na Amnionkerne. emb Zellhaufen, Embryonen. Nach MARCHAL, aus Goldschmidt.

in den Dotter des angestochenen Motteneies übergeführt. Die infizierten *Hyponomeutus*-eier entwickeln sich normal weiter, bis, gewöhnlich gegen Ende September, die jungen Räupchen ausschlüpfen. Im Innern der *Hyponomeutus*-embryonen hat inzwischen auch das Ei des Parasiten die ersten Entwicklungsstadien durchlaufen. Es hat sich zu einem Protoplasmahäufchen mit einem großen oberflächlichen und mehreren in der Tiefe liegenden kleineren Kernen entwickelt. Die Mottenräupchen überwintern winterschlafend an ihrer Geburtsstätte, auf dem Spindelbaum, und in ihnen überwintert auch, eingeschlossen in einer vom umgebenden Gewebe des Wirtes gelieferten Cyste, der ganz junge *Encyrtus*-keim, der auf einem Stadium steht, welches etwa einem späteren Furchungsstadium oder einem jungen Blastulastadium entspricht. Im Frühjahr erwachen die Mottenräupchen und ernähren sich von den frisch hervorknospenden *Euonymus*-blättern. Sie wachsen rasch unter aufeinanderfolgenden

in den Dotter des angestochenen Motteneies übergeführt. Die infizierten *Hyponomeutus*-eier entwickeln sich normal weiter, bis, gewöhnlich gegen Ende September, die jungen Räupchen ausschlüpfen. Im Innern der *Hyponomeutus*-embryonen hat inzwischen auch das Ei des Parasiten die ersten Entwicklungsstadien durchlaufen. Es hat sich zu einem Protoplasmahäufchen mit einem großen oberflächlichen und mehreren in der Tiefe liegenden kleineren Kernen entwickelt. Die Mottenräupchen überwintern winterschlafend an ihrer Geburtsstätte, auf dem Spindelbaum, und in ihnen überwintert auch,

Häutungen. In ihrem Innern hebt nun auch die Weiterentwicklung des Parasitenkeimes an. Die oberflächliche Protoplasmaschicht liefert unter Teilungen des in ihr liegenden großen Kerns eine äußere, die Ernährung des Keimes vermittelnde Zellhülle, das *Trophamnios* (Fig. 30 a, für die Proctotrypidenart *Polygnotus minutus*). Um jeden der tieferliegenden, kleineren Kerne grenzt sich das umgebende Protoplasma ab. So entstehen gesonderte Zellen, die sich durch Teilung vermehren und Zellhaufen *emb* bilden, welche ihrerseits wieder zerfallen. Die schließlich aus diesen Teilungs- und Zerfallsvorgängen resultierenden Zellballen (Fig. 30 b und c), es sind ihrer über 100, sind ebenso viele Embryonen, von denen sich ein jedes zu einem geflügelten *Encyrtus*-individuum entwickelt. Mit dem Wachstum der eingeschlossenen Embryonen dehnt sich auch das im Lakunom (der Leibeshöhle) der Mottenraupe liegende, von der Hämolymphe des Wirtes umspülte *Trophamnios* aus, streckt sich in die Länge und wird zu einem langen, gewundenen Schlauch, in welchem die Embryonen in einer langen Reihe angeordnet liegen (Fig. 31). (Alle diese Vorgänge erinnern sehr lebhaft an die ungeschlechtlichen Vermehrungsvorgänge innerhalb der Sporocysten und Redien bei den Distomiden.) Zu einer Zeit nun, wo die nichtinfizierten Geschwisterraupen sich zur Verpuppung anschicken, verlassen die Embryonen des



Fig. 31.

Trophamniosschlauch mit Embryonen von *Encyrtus*.
Nach MARCHAL, aus Goldschmidt.

Parasiten, die sich inzwischen zu Larven entwickelt haben, den Trophamniosschlauch und verzehren, frei im Lakunom der Raupe liegend, deren gesamte Weichteile, so daß schließlich nur ihre äußere Chitinhaut, von den massenhaften Larven des Parasiten erfüllt, zurückbleibt. Diese Larven spinnen nun ihre kleinen Kokons, innerhalb welcher sie ihre Verwandlung zu den geflügelten, ausschwärmenden kleinen Kerfen durchmachen. Alle ausschwärmenden kleinen Wespen, die aus einem und demselben befruchteten Ei hervorgegangen sind, sind einerlei Geschlechts. Sie sind

alle entweder Männchen, oder sie sind ausnahmslos Weibchen. Das Geschlecht war zweifellos spätestens schon im befruchteten Ei bestimmt.

Im wesentlichen ganz übereinstimmende Beobachtungen sind von P. MARCHAL und SILVESTRI bei anderen parasitischen Hymenopteren (*Polygnotus minutus*, *Litomastix truncatellus*) angestellt worden. Die Erscheinungen sind übrigens isoliert-spezifischer Natur, sie charakterisieren nur bestimmte Arten, während nahe verwandte Arten desselben Genus oder anderer Gattungen derselben Familie das gewöhnliche Verhalten zeigen.

HOWARD und GIARD haben beobachtet, wie wahre Riesenschwärme von *Litomastix*, bestehend aus 2000—3000 Individuen, eine einzige *Plusiara*uppe verließen. Nach SILVESTRI sind es durchschnittlich 1000. Alle sind stets einerlei Geschlechts, und jeder Schwarm ist zweifellos aus einem einzigen, in das Ei des

Wirtes abgelegten, befruchteten Ei der parasitischen Imme hervorgegangen. Fig. 32 ist sehr instruktiv. Sie zeigt uns die ausgefressene Raupenhaut von *Plusia*, vollgepackt mit den durchscheinenden, unzähligen Kokons des Parasiten *Litomastix*.

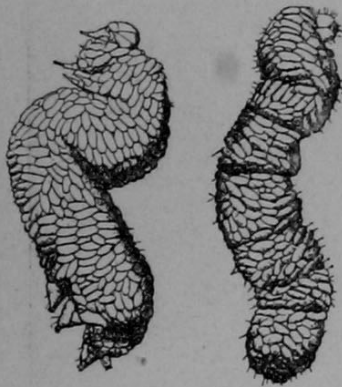


Fig. 32.

Ausgehöhlte Larvenhäute von *Plusia*, welche Tausende von Puppen von *Litomastix* enthalten. Nach SILVESTRI.

2. Gruppe. Polyembryonie bei Gürteltieren. Ich halte mich hier in erster Linie an die schöne Arbeit meines früheren Schülers MIGUEL FERNANDEZ in La Plata (1909). Nachdem Ende der siebziger Jahre des vorigen Jahrhunderts KÖLLIKER und MILNE-EDWARDS wichtige Beobachtungen über den graviden Uterus und die Fruchthüllen von *Dasypus* (*Tatusia*) *gymnurus* und *novemcinctus* gemacht, fand H. VON IHERING (1885, 1886) in zwei Uteris von *Tatusia hybrida* je 8 Foeten, die gleichgeschlechtlich und gleich weit entwickelt waren. In beiden Fällen waren es Männchen.

Jeder Embryo hatte sein eigenes Amnion, doch war nur ein einheitliches, glattes Chorion vorhanden. IHERING glaubte, daß es sich um Embryonen handelte, die aus einem Ei hervorgegangen waren, und daß es sich bei *Tatusia* um Generationswechsel handle. FERNANDEZ selbst gelang es in den Jahren 1906 und 1907, etwa 60 trachtige Uteri der Mulita (*Tatusia hybrida*) zu erhalten. Die Zahl der Embryonen eines trächtigen Tieres wechselte meist zwischen sieben und zwölf. Alle Embryonen einer graviden Mutter waren stets gleich weit entwickelt, und FERNANDEZ konnte auch IHERINGS Angabe, die übrigens der volkstümlichen Ansicht der einheimischen Bevölkerung entspricht, bestätigen, nämlich die, daß jeder Wurf eingeschlechtlich ist. Neun Würfe, welche daraufhin untersucht wurden, ergaben:

In drei Fällen männliche Embryonen (8, 9 und 9).

In sechs Fällen weibliche Embryonen (9, 7, 9, 8, 8, 8).

Die Gebärmutter ist bei *Tatusia hybrida* ein *Uterus simplex*. Die Unter-

suchung der Eierstöcke ergab, daß stets nur in einem Ovar ein einziges, außerordentlich großes Corpus luteum vorhanden ist. (Ein gelber Körper am Eierstock zeigt bekanntlich an, daß ein Follikel geplatzt und ein Ei ausgetreten ist.) In Bestätigung von Untersuchungsergebnissen von CUÉNOT an *Tatusia novemcincta* kam FERNANDEZ zu dem Schlusse, daß die von anderer Seite gemachte Annahme, der Wurf von *Tatusia* stamme von einem mehrkernigen Ei oder von Eiern her, die in einem einzigen Eierstockfollikel lagen, auszuschließen ist, da von ihm mehrkernige Eier überhaupt nicht, zweieiige Follikel aber nur in zwei Fällen beobachtet wurden. Sprechen schon die bisher zitierten Befunde für die IHERINGSche Ansicht, daß sich sämtliche Embryonen eines Wurfs von *Mulita* aus einem einzigen Ei entwickeln, so wurde diese Ansicht durch die Untersuchung der Embryonen und Keimhüllen verschiedenen Alters noch wesentlich gekräftigt. Auf die Einzelheiten können wir unmöglich eintreten. Wir wollen nur hervorheben, daß anfänglich die Keimblase ein einziger einheitlicher Embryo ist und nicht aus sechs bis zwölf Individuen besteht, wie auf späteren Stadien; daß anfänglich auch eine gemeinsame Amnionhöhle vorhanden ist, von der aus sich später die eigentlichen Amnionhöhlen der Einzelembryonen als Ausstülpungen anlegen. Die Sonderung der einzelnen Embryonen scheint erst zu beginnen, nachdem der Keim sich mindestens in den Träger (Ectoplacenta) und die primären Keimblätter differenziert hat (Fig. 33, 34, 35, 36, 37). Man könne, sagt FERNANDEZ, die Verhältnisse der *Mulita* auffassen als eine sehr langsame isochrone Teilung einer noch jungen Larve in mehrere Individuen. — *Tatusia hybrida* gehört zu den Säugern mit Keimblätterinversion. Es erhält sich bei ihr

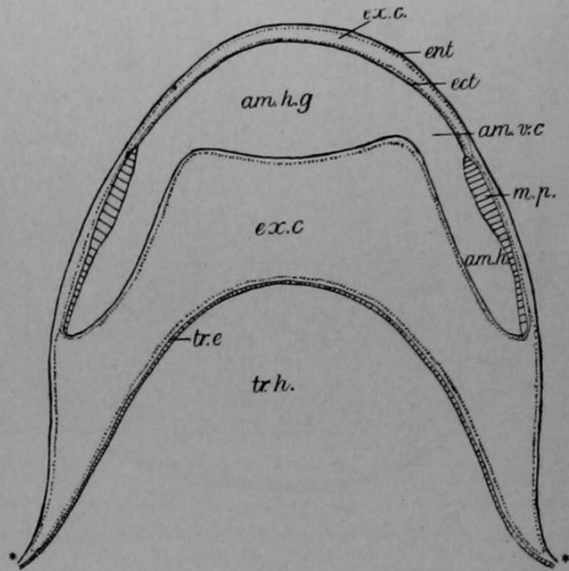


Fig. 33.

Schema einer jungen Keimblase von *Tatusia hybrida* Desm. Buchstabenbezeichnungen, auch für die Figuren 35 und 37:

- * Verwachsungsring mit dem Uterus,
- am. h. Amnionhöhle,
- am. h. g. gemeinsame Amnionhöhle,
- am. v. c. Amnionverbindungskanal,
- all. ent. Entodermale Allantois,
- b. st. Bauchstiel,
- dn. Darmnabel,
- ds. ent. Entoderm des Dottersackes ds.,
- ect. Ectoderm,
- ent. Entoderm,
- ex. c. Exocoel.,
- m. p. Medullarplatte,
- pl. Placenta,
- tr. Träger (Ectoplacenta),
- tre. Epithel des Trägers.
- tr. h. Trägerhöhle.

Nach FERNANDEZ, 1909.

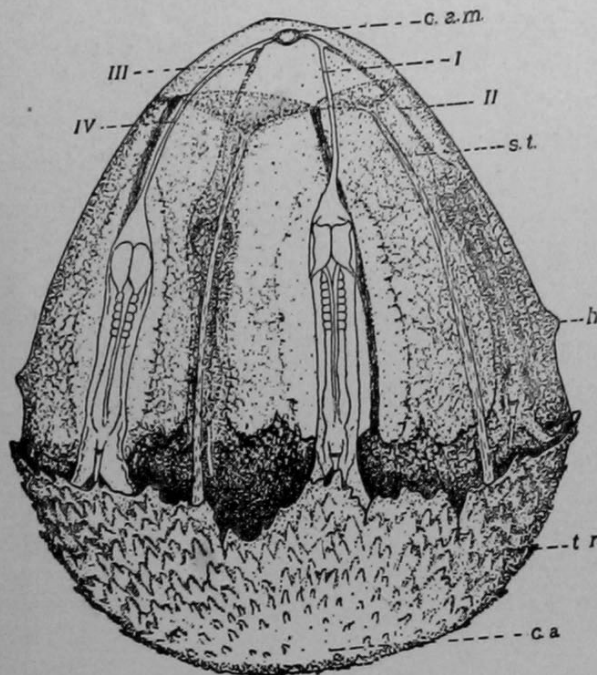


Fig. 34.

Keimblase von *Tatusia novemcincta* mit Vierlingsembryonen, deren Amnion durch die Verbindungskanäle I, II, III und IV mit der gemeinsamen, zentralen Amnionhöhle *c. a. m.* kommunizieren. *tr* = Träger mit Zotten; *ca* helles Feld des Trägers; *h* Höcker des Dottersacks; *s. t.* Sinus terminalis. Fünfmal vergrößert. Nach NEWMAN und PATTERSON.

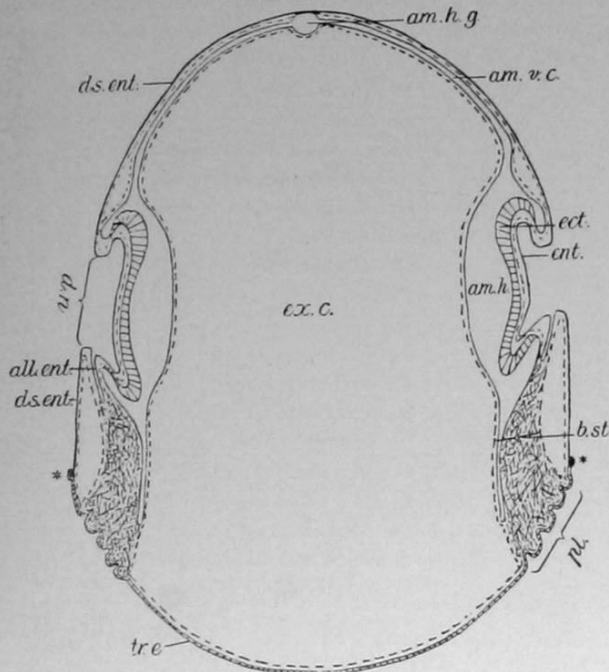


Fig. 35.

Schema einer etwas älteren Keimblase von *Tatusia hybrida*. Ectoderm und Entoderm ausgezogen. Mesoderm gestrichelt. Träger-epithel = doppelte Linie. Buchstabenbezeichnung wie in Fig. 33. Nach FERNANDEZ 1909.

im Innern der äußerlich einheitlichen Fruchtblase, an deren Wand die Embryonen in Meridianen angeordnet sind, ein sehr geräumiger innerer, einheitlicher Hohlraum, welcher einem Exocoel entspricht.

Nach FERNANDEZ haben NEWMAN und PATTERSON (1910) den graviden Uterus mit Foeten und Fruchthüllen bei einer Anzahl von Exemplaren von *Tatusia novemcincta* untersucht. Es finden sich hier stets vier Embryonen an der Fruchthülle (Fig. 34). Über ihre Entstehung haben die genannten Forscher keine neuen Beobachtungen angestellt. Ihre Arbeit ist nach einer ganz anderen Richtung, die uns aber auch sehr interessiert, bedeutungsvoll. Sie stellten sorgfältige Erhebungen über die Variabilität des Hautskelettes an und verglichen dabei stets einerseits die vier Tiere eines und desselben Wurfes miteinander, andererseits Freilandtiere, die sie sich auf Geräte wohl verschafften. Bei den letzteren war die Variabilität eine sehr beträchtliche (511 bis 620 Skelettstücke, also eine Maximaldifferenz von 109). Bei den vier Individuen eines und desselben Wurfes ist die Variabilität dagegen äußerst eingeschränkt, so daß man fast von identischen Vierlingen sprechen kann. Die mittlere Differenz betrug nur etwa zwölf Stücke. Die Verfasser fanden außerdem, daß von den vier Foeten eines Wurfes immer zwei und zwei noch mehr untereinander übereinstimmen. Diese

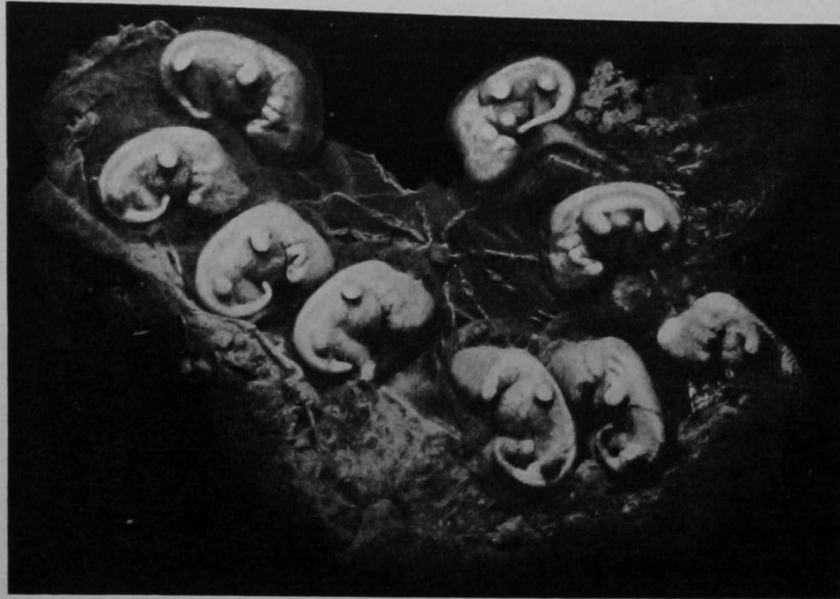


Fig. 36.

Ganze, ausgebildete Keimblase von *Tatusia hybrida*, geöffnet und ausgebreitet, vom Exocoel aus bei auffallendem Licht gesehen. 3fache Vergrößerung. Nach FERNANDEZ 1909.

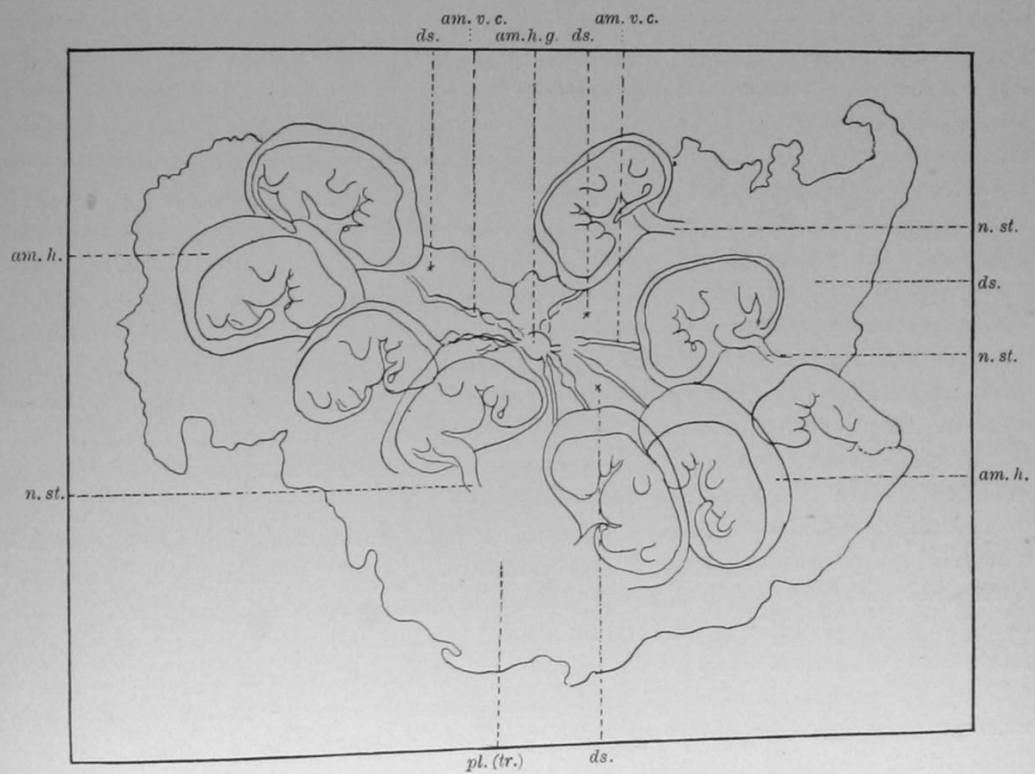


Fig. 37.

Umriss der vorstehenden Figur. Buchstabenbezeichnungen wie in Figur 33.

größere paarweise Übereinstimmung entspricht auch einer besonderen Anordnung der vier Ectoplacenten. NEWMAN und PATTERSON äußern die sehr beachtenswerte Vermutung, daß die vier Embryonen bzw. die zwei Paar Embryonen, von vier Bezirken der anfänglich einheitlichen Keimblase abstammen, die ihrerseits auf die vier ersten Blastomeren des zweiten Furchungsstadiums zurückzuführen sind und zwar so, daß die zwei Foeten eines Paares speziell auf je zwei Furchungskugeln zurückzubeziehen sind, die durch Teilung aus einer und derselben Furchungskugel des Zweiblastomerenstadiums hervorgingen.

Speziell die Arbeit von NEWMAN und PATTERSON führt uns zu der schon seit viel längerer Zeit bekannten und beachteten Erscheinung des gelegentlichen Auftretens, bei menschlichen Geburten, von sogenannten *homologen*, *identischen* oder *eineiigen Zwillingen*, die ungefähr 25% sämtlicher Zwillinge bilden sollen. Wir referieren kurz nach den Zusammenstellungen von J. SOBOTTA (1901) und v. LENHOSSÉK (1903). *Zweieiige Zwillinge* oder *Mehrlinge* gehören in die gewöhnliche Kategorie der normalen Mehrlingswürfe bei Säugetieren. Jeder Foetus hat seine besondere Fruchtblase, seine besondere Placenta und ging zweifellos, wie bei den übrigen Säugetieren, aus einem besonderen Ei hervor. Die beiden Zwillinge oder die drei Drillinge gleichen einander nicht mehr und nicht weniger, als sich durchschnittlich Vollgeschwister gleichen, die nacheinander geboren werden, die von sukzessiven Schwangerschaften herrühren. Bisweilen sind beide Zwillinge verschiedenen, bisweilen identischen Geschlechts. Das hängt ganz vom Zufall ab. Wie oft durchschnittlich beide Zwillinge männlich oder beide weiblich oder beide verschiedenen Geschlechts sind, kann der Neugierige leicht ermitteln, wenn er 520 weiße und 480 schwarze Kügelchen in eine Urne legt, sie mischt und dann sukzessive je 2 auslost, wobei er nach jeder Ziehung die Kügelchen wieder in die Urne zurücklegt und den ganzen Haufen von neuem mischt. Die weißen Kügelchen entsprechen dann Knaben, die schwarzen Mädchen. Die Knabengeburten machen bei uns ungefähr 52% aller Geburten aus.

Anders verhalten sich die sogenannten *eineiigen* oder *homologen* Zwillinge oder Drillinge. Diese haben zwar ein jeder sein besonderes Amnion, aber sie sind stets in eine gemeinsame Chorionblase eingeschlossen und haben eine gemeinsame Placenta. Daraus hat man eben schon lange und gewiß mit sehr großer Berechtigung gefolgert, daß die *homologen* Mehrlinge aus einem einzigen befruchteten Ei hervorgehen. Die Erklärung von KÖLLIKER, daß an der aus einem Ei nach Ablauf der Furchung entstandenen Keimblase anstatt einer zwei bzw. drei Embryonalanlagen auftreten, hat ja inzwischen durch FERNANDEZ' Befunde bei *Tatusia* eine indirekte Bestätigung erfahren. Von hoher Bedeutung ist nun der Umstand, der sehr gegen eine epigame Geschlechtsbestimmung spricht, daß *eineiige Zwillinge* stets, wie es scheint, wirklich *ausnahmslos*, *identischen* Geschlechtes sind. Nicht minder wichtig für gewisse Vererbungs- und Variationsfragen ist die Tatsache, daß sich *eineiige Zwillinge* oder *Mehrlinge* auch sonst außerordentlich „gleichen“, in den körperlichen Eigenschaften und oft auch in der geistigen Veranlagung. Daher die vielfach gebräuchliche Bezeichnung „*identische Zwillinge*“.

Nach der Wiederentdeckung der MENDELSchen Regeln mußte sich der Gedanke notwendig aufdrängen, ob sich nicht vielleicht Männlichkeit und Weiblichkeit wie Allelomorpha verhalten, und ob nicht das Geschlecht irgendeiner Form der alternativen Vererbung gehorche; gibt es doch gewiß keinen typischeren Fall alternativer Variation. In der Tat hat MENDEL selbst schon, wie aus seinen nachgelassenen Schriften (Briefe an NÄGELI, S. 241) hervorgeht¹⁾, diesen Gedanken in Erwägung gezogen. Nach 1900 hat wohl BATESON (1902, Report. I. p. 138) zuerst an diese Anwendung MENDELScher Prinzipien gedacht.

Von der Tatsache ausgehend, daß das Zahlenverhältnis der beiden Geschlechter bei den meisten Organismen annähernd 1 : 1 ist, konnte man nach einer solchen Ratio unter den verschiedenen Fällen MENDELScher Vererbung suchen, und sie nur bei dem Fall fortgesetzter Rückkreuzung von F_1 -Hybriden mit einer der beiden reinen Ausgangsformen finden. Das mußte zu der weiteren Frage führen, ob nicht vielleicht das eine Geschlecht aus dominantmerkmöglichen Heterozygoten und das andere aus rezessiven Homozygoten bestehen könnte.

In der Tat haben sich die Mendelistischen Erklärungsversuche bis in die neueste Zeit hinein auf dieser Basis bewegt.

Der erste, welcher, indessen auf anderer Basis, eine bestimmte Hypothese über die Bildung der Geschlechter von MENDELSchen Gesichtspunkten aus aufstellte, war CASTLE (1903). Um die unbestreitbare Tatsache zu erklären, daß das weibliche Geschlecht männliche Merkmale vom Großvater auf den Enkel und das männliche weibliche Merkmale von der Großmutter auf die Enkelin übertragen kann, und die weitere Erscheinung, daß oft sekundäre Geschlechtsmerkmale des einen Geschlechtes beim anderen auftreten, nahm er an, daß beide Geschlechter mit Bezug auf die Faktoren der Männlichkeit und Weiblichkeit heterozygotisch sind, daß aber in den beiden Geschlechtern die Dominanz umgekehrt ist in dem Sinne, daß beim Männchen der Faktor für Männlich-

¹⁾ Der Passus lautet: „Schließlich erlaube ich mir noch ein Kuriosum mitzuteilen, welches das Zahlenverhältnis betrifft, in welchem die ♂ und ♀ Pflanzen des Bastardes *Lychnis diurna* + *L. vespertina* vorkommen*). Ich hatte drei Blüten der *L. diurna* befruchtet und die Samen aus jeder Kapsel getrennt angebaut. Es gab:

Kapsel	I	74 Pflanzen,	54 weiblich,	20 männlich
„	II	58 „	43 „	15 „
„	III	71 „	54 „	17 „

203 Pflanzen, 151 weiblich, 52 männlich.

Ist es bloß Zufall, daß hier die männlichen Pflanzen in dem Verhältnisse 52:203 oder 1:4 vorkommen, oder hat dieses Verhältnis dieselbe Bedeutung wie in der ersten Generation der Bastarde mit veränderlichen Nachkommen? Ich möchte das letztere bezweifeln, schon wegen der sonderbaren Folgerungen, die sich aus diesem Falle ergeben würden. Andererseits läßt sich die Frage nicht so leicht von der Hand weisen, wenn man erwägt, daß die Anlage für die funktionsfähige Entwicklung entweder bloß des Stempels, oder nur der Staubgefäße schon in der Organisation der Grundzellen ausgesprochen sein mußte, aus welchen die Pflanzen hervorgegangen sind, und daß dieser Unterschied in den Grundzellen möglicherweise davon herrühren könnte, daß die Eichen sowohl, als auch die Pollenzellen in bezug auf die geschlechtliche Anlage verschieden waren. Ich will die Sache deshalb doch nicht ganz fallen lassen.“

*) *Melandrium rubrum* + *M. album* (Correns).

keit dominant ist und beim Weibchen der Faktor für Weiblichkeit. Bei dieser Annahme ergab sich aber die Schwierigkeit, daß, wenn jedes Geschlecht gemäß seinem heterozygotischen Charakter männliche und weibliche Gameten in durchschnittlich gleicher Zahl bildet, das männliche Geschlecht männliche und weibliche Spermien, das weibliche Geschlecht männliche und weibliche Eier, in der Tochtergeneration nicht wieder lauter heterozygotische Männchen und Weibchen zustandekommen, sondern nur 50% Heterozygoten (♂ und ♀) und daneben 25% homozygotische Männchen und 25% homozygotische Weibchen, nach folgender Formelentwicklung (*M* Männlichkeit, *F* Weiblichkeit):

$$\begin{array}{l} \text{Eltern: Männchen } MF \qquad \qquad \qquad \text{Weibchen } FM \\ \text{Gameten:} \\ \left. \begin{array}{l} 50\% \text{ männliche Spermien} = M \\ 50\% \text{ weibliche } \qquad \qquad = F \end{array} \right\} 100\% \quad \left. \begin{array}{l} 50\% \text{ männliche Eier} = M \\ 50\% \text{ weibliche Eier} = F \end{array} \right\} 100\% \\ \text{Filialgeneration:} = 25\% MM + 25\% MF + 25\% FM + 25\% FF. \end{array}$$

Um diese Schwierigkeit zu beseitigen, machte CASTLE die weitere Hilfsannahme, gegen die fast allgemein ernstliche Bedenken erhoben wurden, daß selektive Befruchtung stattfindet, daß eine Befruchtung nur zwischen weiblichen Eiern und männlichen Spermien einerseits und zwischen männlichen Eiern und weiblichen Spermien andererseits stattfindet, geschlechtlich gleichgestimmte Gameten sich dagegen abstoßen.

Den Reigen experimentell-züchterischer Untersuchungen, welche unsere Einblicke in das Geschlechtsproblem mächtig förderten, eröffneten auf botanischem Gebiet CORRENS (1904—1907) und auf zoologischem DONCASTER und RAYNOR (1906—1908). Wir wollen über die Hauptresultate dieser Untersuchungen referieren.

CORRENS experimentierte mit Kürbisgewächsen der Gattung *Bryonia*. *Bryonia dioica* ist getrennt geschlechtlich, oder, wie die Botaniker sagen, zweihäusig, dioecisch, d. h. wird repräsentiert einerseits durch Pflanzen mit nur männlichen, andererseits durch Pflanzen mit nur weiblichen Blüten. Die Pflanzenindividuen von *Bryonia alba* sind einhäusig, monoecisch, d. h. sie tragen sowohl männliche wie weibliche Blüten. CORRENS ging von der Annahme aus, daß das Geschlecht nicht epigamisch bestimmt wird, ferner von der Annahme, daß in jeder Gamete Gene für beide Geschlechter vorkommen. Die Gameten können nun a priori verschiedener Art sein. Männliche und weibliche Tendenz können im Gleichgewicht sein, dann sind die Gameten mit Bezug auf die Geschlechtsbestimmung neutral, indifferent; oder es kann die eine Tendenz überwiegen, dann sind sie entweder mit bestimmter männlicher oder mit bestimmter weiblicher Tendenz. Eine weitere Supposition von CORRENS, die man wohl kaum beanstanden kann, ist die, daß sämtliche Gameten, männliche und weibliche, der einhäusigen Pflanzen, die Tendenz zur Einhäusigkeit besitzen. Unbekannt ist vorläufig die Tendenz der Gameten der zweihäusigen Pflanzen. Um diese zu ermitteln, kreuzte CORRENS zunächst (Versuch I)

Bryonia dioica ♀ × *B. alba* (monoecisch) ♂
und erhielt lauter (100%) weibliche Pflanzen.

Dieser Versuch zeigt zunächst, daß Dioecie über Monoecie dominiert; dann zeigt er, daß die weiblichen Gameten von *Bryonia dioica* vor der Befruchtung, progam, schon eine bestimmte Geschlechtstendenz gehabt haben müssen, und zwar offenbar alle dieselbe, nämlich die weibliche.

Es galt nun zu entscheiden, welche Tendenz die männlichen Gameten von *Bryonia dioica* haben. CORRENS kreuzte nun (Versuch II)

$$\textit{Bryonia dioica} \text{ ♀} \times \textit{Bryonia dioica} \text{ ♂}$$

und erhielt die erwarteten 50% Weibchen und 50% Männchen.

Dieser Versuch zeigt zunächst nur, daß, wenn zwar die weiblichen Gameten samt und sonders die weibliche Tendenz besitzen, diese nicht ausschlaggebend, nicht entscheidend ist, sondern daß bei der Entscheidung auch die männlichen Gameten eine Rolle spielen. Die Entscheidung über das Geschlecht erfolgt offenbar syngam.

Dritter Versuch: *Bryonia alba* ♀ × *Bryonia dioica* ♂. Es entstehen 50% männliche und 50% weibliche Bastarde.

Dieser Versuch bestätigt zunächst, daß die Dioecie über die Monoecie dominiert. Sodann zeigt er, daß die männlichen Gameten von *Bryonia dioica* nicht gleichartig sein können, sonst müßte auch die Nachkommenschaft gleichartig, uniform ausfallen. Es müssen die männlichen Gameten der *B. dioica* zur Hälfte die männliche und zur Hälfte die weibliche Tendenz besitzen. Damit ist aber die Erscheinungsreihe noch nicht völlig erklärt, wie die Betrachtung folgender Formel ergibt:

$$\text{♀ } 100 \text{ Gameten } (w) \times \left\{ \begin{array}{l} 50 \text{ ♂ Gameten } (m) = \text{Nachkommenschaft } A. \\ 50 \text{ ♂ „ } (w) = \text{Nachkommenschaft } B. \end{array} \right.$$

Daß die Nachkommenschaft B (♀ [w] × ♂ [w]) aus lauter Weibchen bestehen muß, liegt auf der Hand. Anders liegt die Sache bei der Nachkommenschaft A. Nehmen wir nämlich einen Augenblick an, bei der Vereinigung der weiblichen Gamete ♀ (w) mit weiblicher Tendenz mit der männlichen Gamete ♂ (m) mit männlicher Tendenz seien die beiden antagonistischen Tendenzen gleich stark, so wird der Zufall die syngamische Entscheidung hervorrufen, und wir erhalten im Durchschnitt auf 50 Nachkommen 25 Weibchen und 25 Männchen. Dann bekommen wir aber für die ganze Nachkommenschaft (A + B = 100) zu viel Weibchen (75) und zu wenig Männchen (25). Dagegen erhalten wir das empirische Zahlenverhältnis (50 : 50), wenn wir annehmen, daß bei der Befruchtung in der Zygote die männliche Tendenz der männlichen Gameten ♂ (m) über die weibliche Tendenz der Eier ♀ (w) dominiert.

Setzen wir die hier über die Vererbung des Geschlechtes gewonnene Erfahrung — sie ist in Cambridge unter BATESONS Leitung nachgeprüft und bestätigt worden — mit den Erfahrungen über alternative Vererbung in Beziehung, so würden die Weibchen rezessive Homozygoten und die Männchen dominant-merkmalige Heterozygoten sein. Die Weibchen liefern nur ♀ Gameten mit der rezessiven Weiblichkeitstendenz, die heterozygotischen Männchen liefern die Hälfte Gameten mit der rezessiven Weiblichkeitstendenz und die andere Hälfte Gameten mit der dominanten Männlichkeitstendenz, es entstehen 50 ♀ und 50 ♂ Zygoten.

Die reine dominantmerkmalige Rasse $m \times m$ ist nicht möglich, da das dominante Merkmal der Männlichkeitstendenz nur bei männlichen Gameten vorkommt und männliche Gameten miteinander keine Zygoten bilden können.

Die genauere Analyse der Erbliehkeitserscheinungen bei *Bryonia* im hier auseinandergesetzten Sinne ergibt einige Schwierigkeiten, die CORRENS selbst und sodann BATESON hervorgehoben haben, die aber an der Hauptsache, daß die Geschlechtsbildung bei *Bryonia* als eine einfache Erscheinung alternativer Vererbung dargestellt werden kann, nichts zu ändern vermögen.

BATESON hat gezeigt, daß auch eine andere Auffassung, innerhalb des Rahmens der alternativen Vererbung, den Tatsachen ebenso gerecht wird, nämlich die Annahme, daß die Tendenz zur Weiblichkeit dominant ist, daß also die Weibchen die Heterozygoten, die Männchen die Homozygoten sind.

Br. dioica ♀ würde produzieren von 100 ♀ Gameten $\begin{cases} 50\% W \\ 50\% m \end{cases}$

Br. dioica ♂ würde produzieren 100% ♂ Gameten

Br. alba ♂ würde produzieren von 100 ♀ Gameten $\begin{cases} 50\% W \\ 50\% m \end{cases}$
von 100 ♂ Gameten 100% W.

Die Kreuzung würde ergeben, wie oben,

bei Versuch I, *Br. dioica* ♀ × *Br. alba* ♂: homozygotische Weibchen (WW) und heterozygotische Weibchen (Wm);

bei Versuch II, *Br. dioica* ♀ × *Br. dioica* ♂: 50% heterozygotische Weibchen (Wm) und 50% Männchen (mm);

bei Versuch III, *Br. alba* ♀ × *Br. dioica* ♂: 50% heterozygotische, weibliche Pflanzen (Wm) und 50% männliche (mm).

Die andere wichtige Untersuchungsreihe über Vererbung des Geschlechtes, über die ich referieren will, — wir verdanken sie L. DONCASTER (und RAYNOR)

— ist in England an dem zierlichen Stachelbeerspanner *Abraxas grossulariata* (Fig. 38 A) an gestellt worden. Es existiert von dieser Schmetterlingsart eine sehr seltene, rezessive Varietät, var. *lacticolor* (Fig. 38 B), ausgezeichnet



Fig. 38.

Abraxas grossulariata, der Stachelbeerspanner, mit seiner durch Verkleinerung der schwarzen Flecken ausgezeichneten Aberration *lacticolor*.

Nach DONCASTER und RAYNOR. Aus Goldschmidt.

durch starke Verkleinerung und etwas verschiedene Form der schwarzen Flecken. Diese Varietät war lange Zeit nur in weiblichen Exemplaren bekannt. Es wurden folgende Kreuzungen angestellt:

1. *lact.* ♀ × *gross.* ♂ ergab als F_1 *gross.* ♂ und *gross.* ♀,

2. F_1 gross. (lact.) ♀ × F_1 gross. (lact.) ♂ ergab gross. ♂, gross. ♀, lact. ♀ (keine lact. ♂!),
3. lact. ♀ × F_1 gross. (lact.) ♂ ergab gross. ♂ und ♀ lact. ♂ und ♀ ungefähr in gleicher Zahl (die *lacticolor* ♂ waren die ersten, die überhaupt zur Beobachtung gelangten),
4. F_1 gross. (lact.) ♀ × lact. ♂ ergab gross. ♂ und lact. ♀,
5. lact. ♀ × lact. ♂ ergab lact. ♀ und ♂.

Die auffälligsten und vor allem erklärungsbedürftigen Ergebnisse dieser Kreuzungsversuche sind die von Versuch 3 und 4.

Nach wiederholten Erklärungsversuchen von DONCASTER und BATESON zeigten BATESON und PUNNETT, daß folgendes eine sehr einfache und erschöpfende Darstellung des Tatsachenkomplexes ist: Es handelt sich um einen Fall *alternativer Vererbung*, bei dem das Gen der Weiblichkeit über das Gen der Männlichkeit und das *Grossulariata*-Gen über das *Lacticolor*-Gen dominieren. Alle Weibchen sind dominantmerkmalige Heterozygoten und erzeugen gleich viel weibliche Gameten mit weiblicher wie solche mit männlicher Tendenz. Alle Männchen sind rezessivmerkmalige Homozygoten und erzeugen Spermatozoen mit nur männlicher Tendenz. Und nun noch die weitere Annahme, daß bei der Oogenese eine Repulsion, eine Inkompatibilität, besteht zwischen dem Gen der Weiblichkeit und dem *Grossulariata*-Gen, so daß nur die männlichen Eier das *Grossulariata*-Gen und nur die weiblichen Eier das *Lacticolor*-Gen enthalten. Siehe oben S. 76 Art. XXV. Repulsion von Genen. Unechter Allelomorphismus.

Die nachstehende Tabelle (S. 110) gestattet einen Vergleich zwischen den empirischen Resultaten der Kreuzungsversuche und den unter Zugrundelegung des BATESON-PUNNETT'schen Erklärungsversuches theoretisch zu erwartenden Befunden.

Die im vorstehenden besprochenen Vererbungserscheinungen von *Abraxas grossulariata* und seiner Aberration *lacticolor* bildeten den ersten, berühmt gewordenen Fall der sogenannten *geschlechtsbegrenzten oder geschlechtsgebundenen Vererbung* (*Sex limited bzw. sex linked inheritance*). Von solchen und ähnlichen Fällen wird im speziellen Teil noch mehrfach ausführlich die Rede sein.

XXXII. Vorläufige, kurze Darstellung der Chromosomentheorie der Geschlechtsbestimmung und geschlechtsgebundenen Vererbung.

Hier sei vorläufig nur eine Erklärung des *Abraxas*-Falles von den neuesten Gesichtspunkten der sogenannten *Chromosomentheorie* der Vererbung des Geschlechtes aus dargelegt. Diese Theorie geht von den *X-Chromosomen* (*Geschlechtschromosomen*) aus und wird im speziellen Teile ausführlich besprochen. Bei gewissen Tieren (speziell Hemipteren) wurde festgestellt, daß — wenn wir den einfachsten Fall herausgreifen — in den Körperzellen des Weibchens zwei *Geschlechtschromosomen* oder *X-Chromosomen* vorkommen = *XX*, in den Körperzellen des Männchens nur eines *Xx* (*x* bezeichnet das Fehlen eines *X-Chromosoma*). Bei der Gametogenese erhält jedes reife Ei ein *X-Chromosoma*; von den Spermatozoen erhält durchschnitt-

Übersicht des Verlaufes der verschiedenen von DONCASTER und RAYNOR ausgeführten Kreuzungen
von *Abraxas grossulariata* und der aberr. *Lacticolor*.

Eltern (P_1 -Generation)	Kon- stitution	Gameten	Zygoten Nachkommen F_1 Theoretische Erwartung	Tatsächliches Züchtungsergebnis
1. <i>Lacticolor</i> (<i>l</i>) Weibchen ♀ <i>Grossulariata</i> (<i>G</i>) Männchen ♂	<i>ll</i> ♀♂ <i>GG</i> ♂♂	Eier: <i>l</i> (W) <i>l</i> (m) ¹⁾ Spermien: <i>G</i> (m) <i>G</i> (m)	<i>lG</i> (Wm) = <i>Gross.</i> ♀ <i>lG</i> (mm) = <i>Gross.</i> ♂	50 <i>Gross.</i> Weibchen 45 <i>Gross.</i> Männchen
2. F_1 -Heterozyg. (<i>lG</i>) Weibchen ♀ F_1 -Heterozyg. (<i>lG</i>) Männchen ♂	<i>Gl</i> ♀♂ <i>Gl</i> ♂♂	Eier: <i>G</i> (m) <i>l</i> (W) Spermien: <i>G</i> (m) <i>l</i> (m)	<i>lG</i> (Wm) = <i>Gross.</i> ♀ <i>ll</i> (Wm) = <i>Lactic.</i> ♀ <i>Gl</i> (mm) = <i>Gross.</i> ♂ <i>GG</i> (mm) = <i>Gross.</i> ♂	4 <i>Gross.</i> Weibchen 7 <i>Lactic.</i> Weibchen 14 <i>Gross.</i> Männchen
3. <i>Lactic.</i> (<i>l</i>) Weibchen ♀ F_1 -Heterozygote (<i>lG</i>) Männchen ♂	<i>ll</i> ♀♂ <i>Gl</i> ♂♂	Eier: <i>l</i> (W) <i>l</i> (m) Spermien: <i>G</i> (m) <i>l</i> (m)	<i>ll</i> (Wm) = <i>Lactic.</i> ♀ <i>lG</i> (Wm) = <i>Gross.</i> ♀ <i>lG</i> (mm) = <i>Gross.</i> ♂ <i>ll</i> (mm) = <i>Lactic.</i> ♂	70 <i>Lactic.</i> Weibchen 62 <i>Gross.</i> Weibchen 63 <i>Gross.</i> Männchen 65 <i>Lactic.</i> Männchen
4. F_1 -Heterozygote (<i>lG</i>) Weibchen ♀ <i>Lactic.</i> (<i>l</i>) Männchen ♂	<i>lG</i> ♀♂ <i>ll</i> ♂♂	Eier: <i>l</i> (W) <i>G</i> (m) Spermien: <i>l</i> (m) <i>l</i> (m)	<i>ll</i> (Wm) = <i>Lactic.</i> ♀ <i>ll</i> (Wm) = <i>Lactic.</i> ♀ <i>Gl</i> (mm) = <i>Gross.</i> ♂ <i>lG</i> (mm) = <i>Gross.</i> ♂	130 <i>Lactic.</i> Weibchen 145 <i>Gross.</i> Männchen
5. <i>Grossul.</i> Weibchen aus d. freien Natur. Voraussetzung: <i>Gl</i> ♀♂ <i>Lactic.</i> (<i>l</i>) Männchen ♂	<i>Gl</i> ♀♂ <i>ll</i> ♂♂	Eier: <i>G</i> (m) <i>l</i> (W) Spermien: <i>l</i> (m) <i>l</i> (m)	<i>Gl</i> (mm) = <i>Gross.</i> ♂ <i>Gl</i> (mm) = <i>Gross.</i> ♂ <i>ll</i> (Wm) = <i>Lactic.</i> ♀ <i>ll</i> (Wm) = <i>Lactic.</i> ♀	19 <i>Gross.</i> Männchen 52 <i>Lactic.</i> Weibchen

¹⁾ (W) Gameten mit dominanter, weiblicher, (m) Gameten mit rezessiver, männlicher Tendenz.

lich die Hälfte ein X-Chromosoma, die andere Hälfte geht leer aus: x . Die Weibchen sind homogametisch, die Männchen digametisch. Bei der Befruchtung treten die folgenden beiden Fälle durchschnittlich gleich häufig ein: 1. Ein Ei mit X wird befruchtet durch Spermium mit X , es entsteht eine Zygote mit $2 X = XX$ und damit erhalten alle Zelldeszenten dieser Zygote, d. h. alle Körperzellen des Nachkommenindividuums zwei X -Chromosomen: es entsteht ein Weibchen. 2. Ein Ei mit X wird befruchtet durch ein Spermium x , d. h. ohne Geschlechtschromosoma. Die Zygote und damit alle Körperzellen des sich aus ihr entwickelnden Nachkommenindividuums erhalten somit je nur ein X -Chromosoma: Xx . Es wird also dieses Individuum zu einem Männchen. Es ist sicher, daß bei andern Tieren und vielleicht, ja wahrscheinlich, speziell auch bei den Schmetterlingen, das Umgekehrte der Fall, das Weibchen digametisch und das Männchen homogametisch ist. ♀ = XX und ♂ = XX . Nehmen wir nun an, daß das positive Gen G , welches den *Grossulariata*-Charakter bedingt, bei den heterozygotischen *Grossulariata*-Weibchen (Xx) an X gebunden, in X enthalten ist (Formel für das heterozygotische *Grossulariata*-♀: $GgXx$), so werden die von DONCASTER ermittelten Vererbungserscheinungen wohl ungezwungener erklärt, als durch die Annahme, daß zwischen dem „Gen der Weiblichkeit“ und dem „*Grossulariata*-Gen“ eine Repulsion besteht. Die 5 Kreuzungskombinationen, die S. 108—109 und 110 erwähnt sind, und ihre Resultate würden sich dann folgendermaßen darstellen. $G = \textit{Grossulariata}$, $g = \textit{Lacticolor}$.

$$\begin{array}{lcl}
 1. \textit{Lactic.} \quad \text{♀} & \times & \textit{Gross.} \quad \text{♂} \\
 ggXx & \times & GGXX \\
 \text{Gameten:} & & \\
 \left. \begin{array}{l} gX \\ gx \end{array} \right\} & \times & GX \\
 F_1\text{-Generation: } 50\% \textit{GgXX} + 50\% \textit{GgXx} & & \\
 \textit{Grossulariata} \quad \text{♂} & & \textit{Grossulariata} \quad \text{♀}
 \end{array}$$

Dies entspricht den tatsächlichen Verhältnissen (siehe Tab. S. 110, 1).

$$\begin{array}{lcl}
 2. F_1\text{-heteroz. } \textit{Gross.} \quad \text{♀} & \times & F_1\text{-heterozyg. } \textit{Gross.} \quad \text{♂} \\
 GgXx & \times & GgXX \\
 \text{Gameten:} & & \\
 \left. \begin{array}{l} GX \\ (Gx) \\ (gX) \\ gx \end{array} \right\} & \times & \left\{ \begin{array}{l} GX \\ gX \end{array} \right.
 \end{array}$$

Die in Klammern gesetzten Gameten (Gx) und (gX) bilden sich nicht.

$$\begin{array}{l}
 F_2\text{-Generation:} \\
 \underbrace{25\% \textit{GGXX} + 25\% \textit{GgXX}}_{50\% \textit{Grossul.} \quad \text{♂}} + 25\% \textit{GgXx} + 25\% \textit{ggXx} \\
 + 25\% \textit{Gross.} \quad \text{♀} + 25\% \textit{Lacticol.} \quad \text{♀}
 \end{array}$$

Dies entspricht recht gut den tatsächlichen Verhältnissen (siehe Tab. S. 110, 2).

$$3. \text{ Lactic. } \varnothing \times F_1\text{-heterozyg. Grossul. } \sigma \\ ggXx \quad \times \quad GgXX$$

$$\text{Gameten: } \left. \begin{array}{l} gX \\ gx \end{array} \right\} \times \left. \begin{array}{l} GX \\ gX \end{array} \right\}$$

Nachkommengeneration:

$$25\% GgXX + 25\% ggXX + 25\% GgXx + 25\% ggXx \\ \text{Grossul. } \sigma \quad \text{Lactic. } \sigma \quad \text{Gross. } \varnothing \quad \text{Lactic. } \varnothing$$

Dies entspricht den tatsächlichen Verhältnissen.

$$4. F_1\text{-heterozyg. Grossul. } \varnothing \times \text{ Lactic. } \sigma \\ GgXx \quad \times \quad ggXX$$

$$\text{Gameten: } \left. \begin{array}{l} GX \\ (Gx) \\ (gX) \\ gx \end{array} \right\} \times gX$$

Die in Klammer gesetzten Gameten (Gx) und (gX) werden nicht gebildet.

$$\text{Nachkommenschaft: } 50\% GgXX + 50\% ggXx \\ \text{Grossul. } \sigma + \text{ Lactic. } \varnothing$$

Dies entspricht den tatsächlichen Ergebnissen.

$$5. \text{ Lactic. } \varnothing \times \text{ Lactic. } \sigma \\ ggXx \quad \times \quad ggXX$$

$$\text{Gameten: } \left. \begin{array}{l} gX \\ gx \end{array} \right\} \times gX$$

$$\text{Nachkommenschaft: } 50\% ggXX + 50\% ggXx \\ \text{Lactic. } \sigma + \text{ Lactic. } \varnothing$$

Dies entspricht den tatsächlichen Verhältnissen.

GOLDSCHMIDTS neueste Hypothese (1912). Wir wollen nun noch in gedrängtester Kürze die allerneueste, GOLDSCHMIDTSche Darstellung der Geschlechtsvererbung und der geschlechtsgebundenen Vererbung vom Standpunkte der Chromosomentheorie aus vorbringen. Sie scheint sich recht leistungsfähig zu erweisen. GOLDSCHMIDT geht, und das ist zweifellos ein Vorteil, eine starke Seite seiner Hypothese, von dem Gedanken aus, daß beide Geschlechter durch positive Gene, die nebeneinander existieren, repräsentiert sein müssen. M sei das Gen für Männlichkeit und F das Gen für Weiblichkeit. Eine zweite Annahme ist die, daß diese beiden Gene auf verschiedenartige Chromosomen, auf Chromosomen verschiedener Paare, verteilt sind, die ihre Vehikel darstellen. Eine dritte Annahme ist die, daß das eine Geschlecht nur homozygotisch, das andere nur heterozygotisch vorkommt. Bei den Schmetterlingen wäre das männliche Geschlecht homozygotisch, d. h. dihomozygotisch: $MMFF$, das weibliche Geschlecht hingegen, aber nur was das Gen für Männlichkeit betrifft, heterozygotisch, also $MmFF$. Bei

den Schmetterlingen wäre also das Gen für Weiblichkeit in beiden Geschlechtern homozygotisch. — Es ergibt sich hieraus, vom Standpunkte der Gonochromosomentheorie, die weitere vierte Annahme, daß das Gen für Männlichkeit M im Geschlechtschromosom X lokalisiert sein muß. Das Chromosoma aber, bzw. das Chromosomenpaar, in welchem der Faktor für Weiblichkeit F seinen Sitz hat, soll als Chromosoma W , bzw. Chromosomenpaar WW bezeichnet werden. Wir können also auch die folgenden, vollständigeren Formeln schreiben:

$$\begin{array}{lcl} \text{Chromosomen:} & \begin{array}{c} \text{♂} \\ (X)(X)(W)(W) \\ (M)(M)(F)(F) \end{array} & \begin{array}{c} \text{♀} \\ (X)(x)(W)(W) \\ (M)(m)(F)(F) \end{array} \\ \text{Gene:} & & \end{array}$$

Die fünfte Annahme nun ist die einer verschiedenen **Potenz** des Faktors für Männlichkeit M und desjenigen für Weiblichkeit F . Beide stehen zueinander in einem hierarchischen Verhältnis. Der Faktor M hat größere Potenz als der Faktor F , er ist epistatisch zu F , aber nicht so stark, daß ein M zwei F besiegen würde. Vielmehr sind zwei F stärker als ein M und bedingen in diesem Falle die Entwicklung des weiblichen Geschlechts. Daß also $MMFF$ die Formel für das männliche und die Formel $MmFF$ diejenige für das weibliche Geschlecht darstellt, ist bei den GOLDSCHMIDTSchen Annahmen ohne weiteres ersichtlich.

Die Formulierung der Geschlechtsvererbung wäre also ganz einfach die folgende:

	Männliches Geschlecht		Weibliches Geschlecht (digametisch)
	$MMFF$	\times	$MmFF$
Gameten:	MF	\times	$\left\{ \begin{array}{l} MF \\ mF \end{array} \right.$
Nachkommenschaft:			
	$50\% MMFF = \text{Männchen} + 50\% MmFF = \text{Weibchen}$		
Gameten:	MF	\times	$\left\{ \begin{array}{l} MF \\ mF \end{array} \right.$
Nachkommenschaft:			
	$50\% MMFF = \text{Männchen} + 50\% MmFF = \text{Weibchen}$		
	usw.		

Um nun die geschlechtsgebundene Vererbung zu erklären, z. B. wiederum den Fall von *Abraxas grossulariata* und der Aberration *lacticolor*, ist nur noch die weitere, sechste Annahme zu machen, daß der Faktor für die geschlechtsgebundene Eigenschaft G an das Geschlechtschromosoma X gebunden, in ihm enthalten ist. Kommt X (das Chromosoma), das den Faktor für Männlichkeit M enthält, vor, so kommt auch G (der *Grossulariata*-Faktor) vor. Fehlt X (wir schreiben dann x), so kommt auch G (der *Grossulariata*-Faktor) vor. Fehlt X (wir schreiben dann x), so fehlt mit X nicht nur der an X gebundene Faktor für Männlichkeit M (wir schreiben dann m), sondern auch der *Grossulariata*-Faktor G (wir schreiben dann g). Dagegen kann ein X -Chromosoma bloß mit dem Faktor für Männlichkeit M , aber

ohne den *Grossulariata*-Faktor (also nach unserer Schreibweise mit *g*), recht wohl vorkommen.

Die vollständige Formulierung für die drei in Betracht kommenden Gene *M*, *F* und *G* für die Männchen und Weibchen von *A. grossulariata* und der Varietät *lacticolor* wäre also, wenn *G* das Gen für die *grossulariata*-Flügelzeichnung, *g* sein Fehlen ist, d. h. die reduzierte Flügelzeichnung von *lacticolor* bedeutet, die folgende. In gemeinsamer Klammer steht immer, was in einem und demselben Chromosoma lokalisiert ist.

	Männchen	Weibchen
<i>A. grossulariata</i> .		
Chromosomen:	$\begin{pmatrix} X \\ MG \end{pmatrix} \begin{pmatrix} X \\ MG \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} X \\ MG \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ mg \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix}$
Gene:		
<i>A. gross. aberr. lacticolor</i> .		
Chromosomen:	$\begin{pmatrix} X \\ Mg \end{pmatrix} \begin{pmatrix} X \\ Mg \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} X \\ Mg \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ mg \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix}$
Gene:		

Wir wollen nun den Verlauf der fünf verschiedenen, wiederholt besprochenen *Abraxas*-Kreuzungen nach dieser neuesten GOLDSCHMIDTSchen Formulierung darstellen, und zwar ohne Abkürzungen.

	1. <i>Lactic.</i> ♀	×	<i>Gross.</i> ♂
Chromosomen:	$\begin{pmatrix} X \\ Mg \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ mg \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix}$	×	$\begin{pmatrix} X \\ MG \end{pmatrix} \begin{pmatrix} X \\ MG \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix}$
Gene:			
Gameten:	$\begin{pmatrix} X \\ Mg \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix} \left \begin{pmatrix} x \\ mg \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix} \right.$	×	$\begin{pmatrix} X \\ MG \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix}$
<i>F</i> ₁ -Generation:	50% $\begin{pmatrix} X \\ MG \end{pmatrix} \begin{pmatrix} X \\ Mg \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix}$ <i>Grossulariata</i> ♂ + 50% $\begin{pmatrix} X \\ MG \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ mg \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix}$ <i>Grossulariata</i> ♀, wie oben.		
	2. <i>F</i> ₁ -heterozyg. <i>Gross.</i> ♀	×	<i>F</i> ₁ -heterozyg. <i>Gross.</i> ♂
Chromosomen:	$\begin{pmatrix} X \\ MG \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ mg \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix}$	×	$\begin{pmatrix} X \\ MG \end{pmatrix} \begin{pmatrix} X \\ Mg \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix}$
Gene:			
Gameten:	$\begin{pmatrix} X \\ MG \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix} \left \begin{pmatrix} x \\ mg \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix} \right.$	×	$\begin{pmatrix} X \\ MG \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix} \left \begin{pmatrix} X \\ Mg \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix} \right.$
<i>F</i> ₂ -Generation:	25% $\begin{pmatrix} X \\ MG \end{pmatrix} \begin{pmatrix} X \\ MG \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix}$ <i>Grossul.</i> ♂ + 25% $\begin{pmatrix} X \\ MG \end{pmatrix} \begin{pmatrix} X \\ Mg \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix}$ <i>Grossul.</i> ♂		
	50% + 25% $\begin{pmatrix} X \\ MG \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ mg \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix}$ <i>Grossul.</i> ♀ + 25% $\begin{pmatrix} X \\ Mg \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ mg \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ F \end{pmatrix}$ <i>Lactic.</i> ♀, wie oben.		
	25%		

3. *Lacticolor* ♀ × *F*₁-heterozyg. *Grossulariata* ♂

$$\begin{array}{l} \left(\begin{array}{c} X \\ Mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} x \\ mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \\ \left(\begin{array}{c} X \\ Mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \\ \left(\begin{array}{c} x \\ mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \end{array} \times \begin{array}{l} \left(\begin{array}{c} X \\ MG \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} X \\ Mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \\ \left(\begin{array}{c} X \\ Mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \\ \left(\begin{array}{c} X \\ MG \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \end{array}$$

Gameten:

Nachkommengeneration:

$$25\% \left(\begin{array}{c} X \\ MG \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} X \\ Mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) + 25\% \left(\begin{array}{c} X \\ Mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} X \\ Mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right)$$

Grossular. ♂ *Lactic*. ♂

$$+ 25\% \left(\begin{array}{c} X \\ MG \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} x \\ mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) + 25\% \left(\begin{array}{c} X \\ Mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} x \\ mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right)$$

Grossul. ♀ *Lacticolor* ♀, wie oben.

4. *F*₁-heterozyg. *Grossular*. ♀ × *Lacticolor* ♂

$$\begin{array}{l} \left(\begin{array}{c} X \\ MG \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} x \\ mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \\ \left(\begin{array}{c} X \\ MG \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \\ \left(\begin{array}{c} x \\ mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \end{array} \times \begin{array}{l} \left(\begin{array}{c} X \\ Mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} X \\ Mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \\ \left(\begin{array}{c} X \\ Mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \end{array}$$

Gameten:

Nachkommengeneration:

$$50\% \left(\begin{array}{c} X \\ MG \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} X \\ Mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) + 50\% \left(\begin{array}{c} X \\ Mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} x \\ mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right), \text{ wie oben.}$$

Grossular. ♂ *Lacticolor* ♀

5. *Lacticolor* ♀ × *Lacticolor* ♂

$$\begin{array}{l} \left(\begin{array}{c} X \\ Mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} x \\ mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \\ \left(\begin{array}{c} X \\ Mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \\ \left(\begin{array}{c} x \\ mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \end{array} \times \begin{array}{l} \left(\begin{array}{c} X \\ Mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} X \\ Mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \\ \left(\begin{array}{c} X \\ Mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \end{array}$$

Gameten:

Nachkommenschaft:

$$50\% \left(\begin{array}{c} X \\ Mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} X \\ Mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) + 50\% \left(\begin{array}{c} X \\ Mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} x \\ mg \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} W \\ F \end{array} \right)$$

Lacticolor ♂ *Lacticolor* ♀, wie oben.

Wir wollen hier nicht unterlassen, zu bemerken, daß vorläufig die Vorteile der neuen Hypothese noch nicht recht einleuchten. Dies wird erst später, im speziellen Teile, geschehen, wenn es sich um gewisse komplizierte Erscheinungen der Vererbung des Geschlechts, der sekundären Geschlechtsmerkmale und diejenigen des Gynandromorphismus, speziell bei dem Schmetterling *Lymantria dispar*, handeln wird.

Die von uns an dem Beispiele von *Abraxas* behandelte Form der geschlechtsgebundenen, man könnte auch sagen *X-gebundenen*, Vererbung wurde von MORGAN als „*criss-cross-inheritance*“ Überskreuzvererbung bezeichnet. Diese Bezeichnung bedarf keiner weiteren Erläuterung.

In der Geschichte der Biologie wird das erste Dezennium des 20. Jahrhunderts gewiß stets als eine denkwürdige Epoche in der Erforschung des Geschlechtsproblems gelten, und man wird die überraschende Erscheinung stets hervorheben, von der ich in meinen Vorlesungen (leider wiederum militaristisch) zu sagen pflegte, sie sei ein eklatantes Beispiel von „*getrennt Marschieren und vereint Schlagen*“ in der Wissenschaft. Auf dem Gebiete der Zell-, speziell der Chromosomenforschung haben namentlich amerikanische Zoologen, an ihrer Spitze E. B. WILSON, durch glänzende Untersuchungen, ganz unabhängig von der experimentellen Erbllichkeitsforschung, jene Resultate über die Geschlechtsbestimmung zutage gefördert, über die wir einiges mitgeteilt haben und von denen man jetzt mit Sicherheit sagen kann, daß sie sich mit denen der experimentell-genetischen Forschung, speziell dem Mendelismus, decken, daß sich beide gegenseitig ergänzen und in helles Licht setzen. Zugleich bestätigen sie in wunderbarer Weise die Auffassung der chromatischen Substanz als der Vererbungssubstanz und die Lehre von der Individualität der Chromosomen. Ich habe (1912) diese gegenseitige Durchdringung, dieses Insichaufgehen des Mendelismus und der Chromosomenlehre in dem einzigen Satze prägnant zu charakterisieren gesucht: **Nicht sowohl die Gene selbst, als die Vehikel der Gene, die Chromosomen, sind es, welche mendeln.**

Wir dürfen am Schlusse unserer beiden kurzen Artikel über die Vererbung des Geschlechtes nicht unterlassen, ausdrücklich hervorzuheben, daß alle die erwähnten Hypothesen das Zahlenverhältnis 1 : 1 der beiden Geschlechter zur Voraussetzung haben. Nun ist ja bekannt, daß bei zahlreichen Organismen konstante Zahlenverhältnisse vorkommen, die von der Proportion 1 : 1 mehr oder weniger stark abweichen. Diese Abweichungen bleiben vorläufig unerklärt.

Unter den neueren Geschlechtsbestimmungshypothesen hat mit Recht die von RICHARD HERTWIG begründete große und allgemeine Beachtung gefunden. Mit Recht sagen wir, weil sie sich auf zahlreiche Tatsachen der Cytologie und solche experimentelle Erfahrungen stützt, die unmöglich bloß zufälliger Natur sein können. Wir wollen den Leser, um zu große Einseitigkeit zu vermeiden, mit den Grundzügen dieser Hypothese in einem kurzen, besonderen Artikel bekannt machen. Im speziellen Teile kommen wir eingehend auf das Tatsächliche zurück.

XXXIII. Richard Hertwigs Geschlechtsbestimmungshypothese.

RICHARD HERTWIGS berühmte Hypothese von der Geschlechtsbestimmung durch Veränderung der Kernplasmarelation ist eine Geschlechtsbestimmungs- und keine Vererbungshypothese. Es ist nicht wohl möglich, ihren Inhalt in wenigen Sätzen zusammenzufassen, da sie mit mehreren Unter- und Nebenhypothesen verknüpft ist und sehr verschiedene Erscheinungen aus der Zellbio- und -physiologie, namentlich aus der Befruchtungslehre, verwertet. Über die Grundideen orientiert sich der Leser am besten an Hand der beiden Vorträge, welche R. HERTWIG 1905 und 1906 an den Versammlungen der Deutschen Zool. Gesellschaft hielt. Seitdem haben HERTWIG und mehrere seiner Schüler manche weitere Materialien zu ihrer Stütze und zu ihrem Ausbau herbeigeschafft und sie durch neue Gedanken bereichert. In der neuesten zusammenfassenden Abhandlung (1912) tritt sie stark in den Hintergrund der Diskussion. Sehr gute kurze Darstellungen der HERTWIGSchen Theorie findet der Leser bei SCHLEIP (Geschlechtsbestimmende Ursachen usw. 1912. S. 282 — 289) und KAMMERER (Ursprung der Geschlechtsunterschiede. 1912. S. 33 — 38). Es waren ursprünglich Erfahrungen aus der Biologie der Protozoen, welche HERTWIG dazu führten, der Kernplasmarelation große Bedeutung beizumessen. Unter Kernplasmarelation versteht HERTWIG die Beziehung zwischen der Masse des Kerns und der Masse des Zellplasmas, dem Zelleib einer Zelle. Sie wird durch den Quotienten $\frac{k}{p} = \frac{\text{Kernmasse}}{\text{Cytoplasmamasse}}$ ausgedrückt. Für jede Zellart und jegliche Lebensphase der Zelle ist dieser Quotient normalerweise immer derselbe. Veränderungen der Kernplasmarelation bedingen Störungen in den Lebenserscheinungen der Zelle, sogenannte „Depressionen“. Solche Depressionen können nach HERTWIG auf zweierlei Art vermieden, bzw. wieder aufgehoben werden, 1. durch die „autogene Entwicklung“, d. h. das regulatorische Vermögen der Zelle, die normale Kernplasmarelation wieder herzustellen. Dieses Vermögen spielt hauptsächlich bei der Fortpflanzung der Protozoen durch fortgesetzte Teilung und bei der parthenogenetischen Fortpflanzung der Metazoen eine wichtige Rolle. Sodann 2. durch die „amphigene Entwicklung“, bei welcher die Befruchtung die normale Kernplasmarelation wieder herstellt und als ein für die Erhaltung der Organismen notwendiger Vorgang sie in ihren Generationsfolgen vor vernichtenden Depressionen bewahrt. Ausgehend nun von der Tatsache, daß sich männliche und weibliche Gameten in der gesamten Organismenwelt dadurch voneinander unterscheiden, daß bei gleicher Kerngröße die einen wenig, oft sogar minimale Quantitäten Protoplasma enthalten, die anderen enorm viel, kam R. HERTWIG auf den Gedanken, daß das männliche Geschlecht durch den relativen Reichtum an Kernsubstanz, durch eine zugunsten des Kerns modifizierte Kernplasmarelation, durch einen relativ großen $\frac{k}{p}$ Quotienten vom weiblichen unterschieden sei.

Eine Veränderung der Kernplasmarelation kann nun durch sehr verschiedene Innenbedingungen und Umweltverhältnisse und in sehr verschiedenen Lebensperioden der Zelle herbeigeführt werden. Damit ist gesagt, daß nach HERTWIGS Arbeitshypothese das Geschlecht sowohl progam, als syngam, als epigam bestimmt werden kann. Besonders schön scheinen mit der HERTWIGSchen Auffassung jene Fälle progamer Geschlechtsbestimmung im Einklang zu stehen, wo, wie beispielsweise bei *Dinophilus*, zweierlei Eier, große weibliche und kleine männliche, gebildet werden. Die Masse des Cytoplasmas verglichen mit der Masse von Kernsubstanz ist bei den ersteren viel beträchtlicher als bei den letzteren.

HERTWIG wurde in seiner Auffassung durch mancherlei weitere Erfahrungen bestärkt, so z. B. durch die Beobachtung, daß niedrigere Temperaturen, welche nach HERTWIG erwiesenermaßen eine Vergrößerung des Kerns auf Kosten des Protoplasmas bedingen, in nicht wenigen Fällen auch die Entwicklung des männlichen Geschlechts auf Kosten des weiblichen begünstigen. Wie niedrigere Temperaturen, so wirken auch der Hunger und die Parthenogenese, bei welchen die „autogene Entwicklung“, die Ergänzung der zugunsten des Cytoplasmas verminderten Kernsubstanz, nach HERTWIGS allerdings ungenügend belegter Ansicht eine so große Rolle spielt, daß sie zur Erzeugung von Männchen disponieren. Durch diese Annahme des männchenbestimmenden Einflusses der Parthenogenese sucht HERTWIG sehr große, unserer Ansicht nach unüberwindbare Schwierigkeiten zu beseitigen, welche die Chromosomenforschung entgegenstellt. Wenn die aus unbefruchteten Eiern hervorgehenden Männchen der aculeaten Hymenopteren (Beispiel: die Biene) nur die halbe Chromosomenzahl erhalten, so sollte man doch glauben, daß dadurch die Kernplasmarelation so in der weiblichen Richtung verschoben werde, daß Weibchen aus den unbefruchteten, haploiden Eizellen hervorgehen müßten. Nach HERTWIG muß also das autogene Vermögen der Parthenogenese hier so mächtig sein, daß es über die infolge des Ausbleibens der Befruchtung eintretende Herabminderung der chromatischen Substanz um die Hälfte den Sieg davon trägt. Die Verminderung des Chromatinbestandes der Männchen erzeugenden Spermatozoen heterogametischer Insekten, eine ganz analoge Schwierigkeit, deutete er als eine Annäherung an Parthenogenesis.

(Im Gegensatz zu HERTWIG maß BOVERI [1908/1909] der geschlechtlichen Differenz im Chromosomenbestand eine große Bedeutung bei. Nach ihm sind die geschlechtsbestimmenden Faktoren ausschließlich in den Chromosomen enthalten und ist das weibliche Geschlecht durch größeren Chromatinreichtum ausgezeichnet.)

Daß die neue Gonochromosomentheorie, welche gegenwärtig die Oberhand zu gewinnen scheint, sich nach dieser Richtung bewegt, wird an anderer Stelle ausführlich dargelegt.)

Vom Standpunkte der Hypothese des geschlechtsbestimmenden Einflusses der Kernplasmarelation interpretiert R. HERTWIG seine eigenen und seines Schülers KUSCHAKEWITSCH Versuchsergebnisse über die Geschlechtsbestimmung bei Fröschen in folgender Weise. Wenn bei Befruchtung frühreifer sowohl als überreifer Froschier sich der prozentualische Anteil der beiden Geschlechter zugunsten der Männ-

chen verschiebt, so rührt das im ersteren Falle (bei den frühreifen Eiern) daher, daß das Ei befruchtet wurde, bevor die normale Menge von Cytoplasma zur Bildung gelangte. Im zweiten Falle hingegen, bei Befruchtung überreifer Eier, macht sich wegen des vorläufigen Ausbleibens der Befruchtung ein Anlauf zur Parthenogenese mit der damit verbundenen autogenetischen Entwicklung geltend. Das Spermium dringt in ein Ei ein, dessen Cytoplasma seit dem normalen Reifestadium nicht mehr zugenommen, dessen Kern sich aber durch Autogenese vergrößert hat, so daß die Kernplasmarelation in männlicher Richtung verschoben ist.

XXXIV. Artbastarde. Intermediäre Vererbung mit vermeintlicher Konstanz der Bastardformen.

Wir halten es für zweckmäßig, hier zunächst fast unverändert zu wiederholen, was wir in der ersten Auflage dieses Referates (1909) über diese noch durchaus nicht liquide Frage gesagt haben. Die sogenannte intermediäre Vererbung herrscht im allgemeinen bei Art- und Gattungsmerkmalen. Ihre ganz exakte experimentelle Analyse wird durch zwei Umstände außerordentlich erschwert resp. verunmöglicht. Erstens dadurch, daß sich die beiden gekreuzten Elternformen, die ja spezifisch oder gar generisch verschieden sind, meist durch dermaßen zahlreiche, oft fein vermischte und bisweilen stark fluktuierende Merkmale unterscheiden, daß es, wie z. B. bei Schmetterlingen, fast unmöglich wird, jedes einzelne Merkmal scharf zu unterscheiden und im Auge zu behalten. Man ist dann im wesentlichen auf den Gesamteindruck, den Habitus, angewiesen. In der Tat haben es die hervorragendsten Hybridologen, die sich in umfassenderer Weise mit Artkreuzungen abgegeben haben, von den berühmten schwäbischen Botanikern J. G. KÖLREUTER (geb. 1733) und C. F. GÄRTNER (geb. 1772) und dem Franzosen CHARLES NAUDIN (1815—1899) bis auf unsern modernen Lepidopterologen MAX STANDFUSS, vor allem auf die Gesamterscheinung abgestellt, wenn sie auch selbstverständlich bei der Beschreibung die auffälligeren einzelnen Unterscheidungsmerkmale hervorheben mußten. Sodann sind, wenigstens im Tierreich, Artbastarde untereinander fast immer unfruchtbar, und auch die Rückkreuzung gelingt nur sehr schwer. Es bleibt also das Licht aus, das gerade die Analyse der F_2 -, F_3 - usw. Generationen auf die Erblichkeitsfrage bei Artbastarden werfen könnte, die aus demselben Grunde (Unfruchtbarkeit der Bastarde) von geringerer deszendenztheoretischer Tragweite ist. Bei Pflanzen hingegen ist Fruchtbarkeit von Artbastarden, z. B. bei Hieracien, Antirrhinen, Orchideen usw. eine bekannte Erscheinung.

Im Tierreich ist die intermediäre Vererbung durch die bewunderungswürdigen Untersuchungen von STANDFUSS für die Schmetterlinge am besten bekannt.

Als charakteristisch für diese Vererbungsform galt bis vor kurzem besonders bei den Botanikern, auf Grund der züchterischen Erfahrungen von KÖLREUTER, GÄRTNER und in der Neuzeit von DE VRIES und STANDFUSS, daß die Hybriden, die Heterozygotengeneration F_1 zwar mehr oder weniger intermediär, aber nicht uniform, sondern *multiform*, durch mehrere bis viele ineinander übergehende

Ausprägungen der beiden elterlichen Typen repräsentiert ist, eine Erscheinung, die auch als *Pleiotypie* bezeichnet wird. Ich habe gelegentlich diesen Unterschied gegenüber der alternativen Vererbung dadurch in etwas trivialer Weise mit einem Schlagwort charakterisiert, daß ich sagte, Varietätshybride *mendeln*, Arthybride *pendeln*. Ein Teil der Hybriden, die Großzahl derselben, nimmt in allen Merkmalen eine intermediäre Stellung zwischen den beiden Elternarten ein, andre nähern sich als *patrokline* Exemplare mehr der väterlichen, wieder andre als *matrokline* mehr der mütterlichen Art.

Es ist bekannt, daß STANDFUSS für die Gestaltung der von ihm gezogenen intermediären *Lepidopterenbastarde* folgende zwei Sätze aufgestellt hat.

1. In der Nachkommenschaft aus hybrider Paarung vermag die phylogenetisch ältere Art ihre physiognomischen, biologischen und physiologischen Eigenschaften besser zu bewahren, als die phylogenetisch jüngere Art.

2. Bei reziproker, hybrider Paarung vermag das männliche Geschlecht als zeugendes in der sich ergebenden Nachkommenschaft das Gepräge der Art in höherem Grade zu wahren, als das zeugende weibliche Geschlecht der gleichen Art. — STANDFUSS gibt aber neuerdings selbst zu, daß die Regel sogar innerhalb der *Lepidoptera* Ausnahmen erleidet. Bei der Hauptgruppe der sicher nachgewiesenen MENDELSchen Vererbungserscheinungen kann von solchen Regeln gewiß nicht die Rede sein, wenn man nicht in etwas gekünstelter Weise darauf hinweisen will, daß bis jetzt nur Verlustmutationen ganz sicher nachgewiesen sind, daß also die vorhandenen (positiven) Faktoren phylogenetisch älter sind als ihr Fehlen, und daß ja die positiven über die negativen Faktoren dominieren oder prävalieren.

Wo, wie bei manchen KÖLREUTERSchen und GÄRTNERSchen Arthybriden, ferner den berühmt gewordenen MENDELSchen *Hieraciumbastarden* und manchen DE VRIESSchen Speziesmischlingen, die Weiterzucht der Bastarde eine oder mehrere Generationen hindurch gelang, wurde häufig die wichtige Erscheinung konstatiert, daß jeder Bastard sein besonderes Gepräge fortvererbt, daß er als mehr oder minder patrokliner, mediokliner oder matrokliner Bastard samenbeständig ist. Es schienen hier feste neue Biotypen geschaffen zu werden, als ob die antagonistischen Gene fest zu neuen Einheiten verschmolzen. „Neue Untersuchungen sind hier dringend notwendig“ sagte ich 1909, und gewisse z. T. damals schon abgeschlossene, z. T. im Gange befindliche experimentelle Nachprüfungen haben in der Tat die volle Berechtigung dieses Vorbehaltes ergeben.

Erfahrene Erbllichkeitsforscher der neuen MENDEListischen Richtung haben sehr bald Zweifel darüber geäußert, ob überhaupt ein durchgreifender Unterschied zwischen Artbastarden und Varietätshybriden bestehe. Schon 1906 habe ich selbst hervorgehoben, daß das Bild der intermediären Artvererbung auch dann entstehen müßte, wenn es sich bei der Kreuzung von Arten doch bloß um Fälle sehr komplizierten Polyhybridismus unter der ausschließlichen Herrschaft der alternativen Vererbung handelte. „Es leuchtet ein, daß bei Polyhybriden die Mischung der Merkmale, wenn die Dominanzen auf beide Eltern verteilt sind, um so komplizierter wird, je zahlreicher die Merkmalskategorien werden, in welchen die Kreuzlinge differieren. Bei *differenten Arten* ist die Zahl derselben

bei genauerer Untersuchung wohl gewöhnlich recht groß, und sie können über den ganzen Körper zerstreut liegen. Nehmen wir den Fall von zwei distinkten, aber nahe verwandten Schmetterlingsarten an. Ist es nicht möglich, daß es sich bei ihrer Kreuzung um Polyhybridismus handelt, daß dabei Polyhybride entstehen, „die schon allein in der Färbung und Zeichnung der Flügel sehr viele, vielleicht Hunderte von Paaren“ (es brauchen ja gar nicht so viele zu sein; nachträgl. Zusatz) voneinander unabhängiger, antagonistischer, erblicher Merkmalseinheiten darbieten, von denen die dominanten auf beide Arten verteilt sind, vielleicht zwar so, daß die phylogenetisch ältere Art die Mehrzahl aufweist? — Und welches Bild wäre dann von dem Bastard zu erwarten? Doch wohl das Bild, das durch eine sehr feine Mosaik von einzelnen Steinchen zustande käme, die in gesetzmäßiger Weise bald der einen, bald der anderen Mosaikvorlage entnommen wurden.“ Oder ein Gobelin aus einiger Entfernung betrachtet. „Der Gesamteindruck wäre der einer Zwischenform, während es in Wirklichkeit eine sehr feine, sehr intrikate Mischform wäre.“ — Wie gerechtfertigt eine solche Fragestellung war, hat sich inzwischen aus manchen von den neuen Gesichtspunkten aus angestellten Arthybridationsversuchen zur Genüge ergeben. Ich konnte selbst (1904, 1908) bei meinen Kreuzungsversuchen mit *Tachea hortensis* und *nemoralis* zeigen, daß manche Merkmale sich in der F_1 -Generation wie dominante bzw. rezessive Allelomorpha MENDELScher Merkmalspaare verhalten, während andere sich intermediär ausprägen. Auch die neueste Nachuntersuchung an beträchtlich vergrößertem Material durch ELISAB. KEISER-KLEINER und mich hat die Resultate der ersten Untersuchung im wesentlichen bestätigt und gezeigt, daß diese Ergebnisse jedenfalls besser mit den Regeln alternativer Vererbung als mit der Annahme von Eigengesetzmäßigkeiten bei Artkreuzung stimmen. Leider konnte die Untersuchung wegen der Unfruchtbarkeit der Bastarde nicht zu einer Entscheidung führen. Bald setzten die Botaniker ein mit Arthybridationsversuchen, die viel sicherere Resultate ergaben, weil sie mit fruchtbaren Bastarden experimentieren konnten, zuerst wenn ich nicht irre, CORRENS (1909, S. 312), welcher von den beiden *Mirabilis*arten *Jalapa* und *longiflora* sowohl die F_1 - als auch die F_2 -Generation zog, die Uniformität der ersteren und die Multi-formität der letzteren konstatierte und zu dem Schlusse kam: „Konstant ist der Bastard kaum in einem Merkmal, wahrscheinlich mendeln alle.“ Aus der neuesten Zeit datieren die wichtigen Artkreuzungsversuche von TSCHERMAK (1910, *Triticum*-arten), H. NILSSON (1910, *Lappa*-arten), BAUR (1911, *Antirrhinum*-arten), HAGEDOORN (1911, *Digitalis*-arten), WICHLER (*Dianthus*-arten), ROSENBERG (*Drosera*-arten), EAST (Tomatenarten) und LOTSY (1912, *Antirrhinum*-arten). Über diejenigen von BAUR und LOTSY wollen wir im nächsten Artikel etwas ausführlicher referieren. Hier sei nur erwähnt, daß alle diese Untersuchungen die von mir vermutungsweise geäußerte, von CORRENS experimentell begründete Ansicht bestätigten, daß bei den Artkreuzungen ebenfalls alternative Vererbung mit Polyhybridismus, zum mindesten in weitgehendem Maße, im Spiele ist.

Es kommen bei der Beurteilung der Verhältnisse heutzutage noch Dinge in Betracht, über die man 1906, als ich die oben wiedergegebenen Fragen aufwarf, noch nicht so ganz sicher orientiert war. Vor allem wissen wir ja sicher (vgl. Art. XI S. 40), daß intermediäre Ausbildung von hybriden Merkmalen und Spalten derselben sich durchaus nicht ausschließen. Sehr viele Merkmale sind in der Tat im heterozygotischen Zustande mehr oder minder intermediär ausgebildet und spalten trotzdem in der reinlichsten Weise. Vollkommene Dominanz scheint jetzt, wenigstens in den Augen der Botaniker, eher die Ausnahme als die Regel zu bilden, und ein so erfahrener Experimentator wie BAUR sagt geradezu folgendes: „Hat man durch langes Arbeiten mit einem bestimmten Versuchstier usw. seinen Blick geschärft, dann wird man wohl meistens Unterschiede zwischen den Homozygoten und Heterozygoten erkennen.“

Sodann werden wohl auch die Erscheinungen der Polymerie (Art. XXIX S. 90) und des Kreuzungsatavismus (Art. XXIII S. 72) eine Rolle spielen.

Und nun können wir das Problem heutzutage wohl folgendermaßen darstellen.

Wenn es sich bei Artkreuzungen nur um komplizierte Fälle von Polyhybridismus, meist wohl verbunden mit Polymerie für quantitativ verschiedene Merkmale, handelt, welches muß dann, nach den Prinzipien der alternativen, MENDELschen Vererbung, der Verlauf der Kreuzungserscheinungen sein?

Die Antwort darauf lautet:

Die F_1 -Generation muß, unter der Voraussetzung, und nur unter dieser, daß die zur Kreuzung benutzten Individuen der Elternarten vollkommen homozygotisch waren, uniform ausfallen, immer abgesehen von der Modifikabilität, welche zwischen der der Elternarten intermediär sein wird und abgesehen von Erscheinungen des Kreuzungsatavismus infolge von Kryptomerie. Denn wenn zwei verschiedene positive Faktoren zusammentreffen müssen, um eine bestimmte Außenerscheinung hervorzurufen, diese beiden Faktoren aber auf beide Elternarten verteilt sind, so kann ich jede Art für sich in Ewigkeit weiterzüchten, ohne daß jene Erscheinung je zutage tritt und in alle Ewigkeit kann sich ein solcher kryptomerer Faktor auch in gewissen Individuen heterozygotisch erhalten, so daß dann bei eintretender Artkreuzung die Uniformität in die Brüche geht und nun partieller Kreuzungsatavismus, oder besser gesagt, partielle Kreuzungsoffenbarung, stattfindet.

Die F_1 -Generation wird in der äußeren Gesamterscheinung der einzelnen Individuen, im Habitus derselben, mehr oder minder intermediär sein.

Die F_2 -Generation wird in Riesenpopulationen — solche sind zur Beurteilung der Vererbungsverhältnisse bei kompliziertem Polyhybridismus unbedingt nötig — in ungeheuer komplizierter Weise spalten und außerordentlich multiform in allen erdenklichen Nüancen und Spielarten vertreten sein,

doch so, daß weitaus die große Mehrzahl ihrer Individuen den Typus der mehr oder minder intermediären, komplett (d. h. für alle Faktoren) heterozygotischen F_1 -Generation zur Schau tragen wird. Die patroklinen und die matroklinen Typen werden um so seltener vertreten sein, je stärker patroclin bzw. matroclin sie sind. Die beiden reinen großelterlichen Speziestypen werden in vollkommener Reinheit wohl überhaupt nicht auftreten, denn wenn sie sich auch nur in 12 Faktoren unterscheiden, eine für Artdifferenzen im allgemeinen wahrscheinlich geringe Zahl, so ist in der F_2 -Generation durchschnittlich erst auf rund 17 Millionen Individuen das Auftreten eines Exemplars der beiden komplett homozygotischen Stammformen zu erwarten.

Kleine F_2 -Populationen, sagen wir von hundert Individuen, oder von einigen Hunderten von Individuen, werden durchaus den intermediären Charakter der F_1 -Generation zur Schau tragen, d. h. in den gewöhnlichen Fällen wird dem Züchter die intermediäre Bastardform als ziemlich konstant erscheinen.

Beurteilen wir die älteren Zuchtversuche in aller Objektivität, so werden wir sagen müssen, daß zweifellos alle zur Artkreuzung verwendeten Individuen partiell heterozygotisch waren. Es wird ja überhaupt äußerst selten in der freien Natur irgendein komplett homozygotischer Vertreter einer Art vorkommen, die auf allogame Fortpflanzung angewiesen ist. Das wahrscheinlichste wird also gewiß a priori das sein, daß die Artkreuzungsversuche sich so gestalteten, daß bei der Kreuzung partiell heterozygotische Zuchteltern verwendet wurden, daß dann die Bastardgeneration mehr oder minder intermediär, in beschränktem Grade multiform, d. h. in beschränkten Teilen der Population mehr oder weniger patroclin und matroclin ausfiel. Die Formen der Bastardgeneration mußten sich in ihrer Nachkommenschaft als mehr oder minder konstant erweisen, aber im allgemeinen mußte sich diese zweite Nachkommengeneration als bedeutend mehr multiform, als bedeutend variabler darstellen.

Und in der Tat stimmt der Verlauf der Artkreuzungszuchten nach den eigenen Beschreibungen der berühmtesten älteren Hybridologen mit diesem Schema in den meisten Fällen deutlich überein. Von NAUDIN und DARWIN ist allgemeiner bekannt, daß ihnen die starke Variabilität der Nachkommenschaft der Bastarde sehr stark aufgefallen ist. Daß auch KÖLREUTER und GÄRTNER diese Multiformität der F_2 -Generation, und späterer Bastardgenerationen sehr wohl beobachtet und gewürdigt haben, hat in dankenswerter Weise kürzlich ERNST LEHMANN (1912) aus ihren Schriften nachgewiesen, und ich kann mir nicht versagen, eine Stelle aus KÖLREUTER nach LEHMANN wörtlich zu zitieren: „Wer immer besonders eigenartige Varietäten sich verschaffen will, der bestäube unbefruchtete hybride Pflanzen mit ihrem eigenen männlichen Blütenstaub und scheue sich nicht davor, dies mehrere Generationen hindurch zu wiederholen; sicher dürfte er durch dieses Experiment mehr als durch irgendein anderes erreichen und eine überreiche Ernte erlangen.“

XXXV. Artkreuzungsversuche bei *Antirrhinum* nach Erwin Baur (1911) und J. P. Lotsy (1912).

Wir wählen diese Versuche als Illustrationen und Belege zu dem vorstehenden Artikel. ERWIN BAUR kreuzte die beiden Arten *Antirrhinum majus* (das große Löwenmaul, die bekannte Zierpflanze) und *A. molle*. Beide lassen sich leicht kreuzen und geben völlig fruchtbare Bastarde. Beide Arten sind deutlich verschieden. Bei *A. molle* ist die Pflanze (im Gegensatz zu *A. majus*) stark verzweigt, die Stengel sind niederliegend, fast am Boden hinkriechend, die Blätter sind viel kleiner und rundlicher und Stengel und Blätter sind dicht graufilzig behaart. Die Blüten sind nur etwa $\frac{1}{3}$ so groß.

Die F_1 -Pflanzen sind ausgesprochene Kompromißbildungen, wobei die beiden reziproken Kreuzungen die gleichen Resultate ergeben. Die Pflanzen sind einander sehr ähnlich, aber wirkliche Uniformität herrscht nicht. Das rührt nach BAUR daher, daß die verwendeten P_1 -Individuen der allogamen und streng selbststerilen Elternart *molle* jedenfalls ziemlich kompliziert heterozygotisch sind. (Bei *A. molle* gibt es eben auch eine Unmenge kleinster Unterarten, die bunt durcheinander gekreuzt sind.) Die F_1 -Pflanzen sind auch selbstfertil. Selbstfertilität ist also dominant gegenüber Selbststerilität.

Die F_2 -Generation nun ist in jeder Beziehung ganz erstaunlich verschiedenartig. Das gilt für Wuchsform, für Blattform, für Behaarung, Blütengröße, Blütenform, ferner auch für physiologische Eigenschaften, wie Selbstfertilität, Brüchigkeit der Stengel usw. Dabei überschreitet die Formenmannigfaltigkeit ganz beträchtlich die Grenzen der beiden Stammarten. Es treten z. B. Blütenformen in die Erscheinung, die weder bei *A. majus* noch bei *A. molle*, ja überhaupt bei keiner *Antirrhinum*-Spezies, sondern nur in anderen Scrophulariaceengattungen vorkommen.

Es ist selbstverständlich, daß das Aussehen der F_1 -Generation und die Zusammensetzung der F_2 -Population von der Beschaffenheit der zur Kreuzung verwendeten P_1 -Rassen abhängt. Wenn in P_1 bei dem einen Elter (*A. majus*) eine pelorische Rasse verwendet wurde, so wird zwar die ganze F_1 -Generation uniform normal (zygomorph), aber in F_2 mendeln hier nun neben allen den anderen Unterschieden in der Blütenform auch noch pelorische Blüten als rezessive Reurgenten im Zahlenverhältnis von 1 : 3 zu den zygomorphen heraus, freilich, wie auch zu erwarten, untereinander in Größe, Farbe und in Einzelheiten der Form mannigfaltig verschieden. Interessant ist, daß auch die Selbstfertilität nach den Spaltungsgesetzen vererbt wird: *A. majus* ist selbstfertil, *A. molle* ist selbststeril, F_1 ist selbstfertil und F_2 besteht aus einer (nicht genau gezählten) Mehrheit selbstfertiler und einer Minderheit selbststeriler Pflanzen. BAUR sagt, daß sich nicht spaltende Unterschiede zwischen den beiden Spezies wohl auch finden mögen, aber eine größere Rolle nicht spielen.

J. P. LOTSY hat von ERWIN BAUR Bastardsamen von *A. majus* ♂ × *A. molle* (= *glutinosum*) ♀ und solche von *A. majus* ♂ × *A. sempervirens* ♀ er-

halten und daraus Bastardkulturen in großem Umfang (im Jahre 1912 etwa 16 500 Pflanzen) in Bennebroek bei Haarlem gezüchtet. Die Resultate werden reichlich und farbig illustriert von der Holländischen Gesellschaft der Wissenschaften herausgegeben werden.

Die F_1 -Generation der Kreuzung *molle* \times *majus* ist, in ziemlicher Bestätigung der Befunde von BAUR, vielförmig und vielfarbig, jedoch nicht in sehr hohem Grade und nimmt etwa eine Mittelstellung zwischen den beiden Eltern ein, falls beide normal zygomorph sind.

Die F_1 -Generation der Kreuzung *sempervirens* \times *majus* ist uniform, einheitlich, d. h. monomorph und monochrom und überdies intermediär.

In F_2 findet eine ungeheure, ja, wenn man diese nicht selber gesehen hat, — so sagt LOTSY — unglaubliche Spaltung statt, die zu einem fast unübersehbaren Formenreichtum führt. Die F_2 -Generation ist so stark polymorph und polychrom, daß man, bei Beachtung sämtlicher Merkmale, kaum zwei gleiche Pflanzen in einer Population von über 1200 Exemplaren antrifft. Gewisse Formen gehen dabei in der Form der Blüte über die Grenzen der Gattung *Antirrhinum* hinaus, ganz wie BAUR beobachtete. Auch das Herausmendeln der pelorischen Resurgenten, wenn P_1 -A. *majus* pelorisch war, bestätigt LOTSY. Ferner wurde Koppelung von Genen und davon herührende, abweichende Zahlenverhältnisse festgestellt. Es gelang LOTSY auch, in seinen großen F_2 -Populationen ganz *sempervirens*-artige, ganz *molle*-artige und ganz *majus*-artige Resurgenten aufzufinden.

„S u m m a s u m m a r u m,“ sagt LOTSY, „verhält sich also eine Artkreuzung bei *Antirrhinum* auffallend wie eine Varietätenkreuzung zwischen zwei in mehreren Merkmalen verschiedenen Varietäten“ und er kann aus BAURS und seinen eigenen Versuchen keinen anderen Schluß ziehen, „als daß es keinen prinzipiellen Unterschied im Verhalten von Varietäten und Arten bei der Kreuzung gibt.“

Wir wollen an dieser Stelle in Anbetracht der großen Wichtigkeit der ganzen Frage nicht verfehlen, hervorzuheben, daß BAUR (1911) eine viel zitierte Angabe von GÄRTNER über einen intermediären, weiterhin konstanten Bastard, nämlich denjenigen zwischen den beiden bei uns einheimischen wilden Nelkenarten *Dianthus Armeria* und *Dianthus deltoides* züchterisch nachgeprüft hat. Wenn man, so sagt BAUR, die F_2 -Generation in wenigen, etwa 30—40 Individuen zieht, dann könnte man vielleicht zu einer derartigen Auffassung kommen, aber in Wirklichkeit erfolgt auch hier eine ganz regelrechte Spaltung. Nach G. WICHLERS Untersuchungen, die BAUR veranlaßt hat, besteht auch hier eine sehr große F_2 -Population aus einer unübersehbaren Anzahl von Kombinationen zwischen den Merkmalen der Großeltern.

Zum Schluß noch folgende Bemerkung: Wenn es immer wahrscheinlicher zu werden scheint, daß ein prinzipieller Unterschied zwischen Art-

bastarden und Bastarden untergeordneterer Sippen nicht besteht, so ist damit natürlich noch nicht gesagt, daß immer nur die erkannten Regeln der alternativen Vererbung oder daß überhaupt nur die Regeln der alternativen Vererbung im Spiele sind.

XXXVI. Die Unfruchtbarkeit der Arthybriden.

Die großen Schwierigkeiten, die sich einer genauen Ermittlung der Vererbungserscheinungen bei Artkreuzungen entgegenstellen, sind, wie wir gesehen haben, doppelter Natur. Erstens einmal pflegen sich auch nahe verwandte „gute“ Arten, sogenannte LINNÉsche Arten, durch zahlreiche Außenmerkmale und zweifellos auch durch zahlreiche Erbeinheiten zu unterscheiden. Wenn aber schon bei fünf Merkmalspaaren, d. h. wenn sich zwei Arten nur in fünf erbeinheitlichen Merkmalen unterscheiden, bei vollkommener Dominanz in der F_2 -Generation theoretisch 32 verschiedene Phänotypen in 1024 Gametenkombinationen auftreten, wie soll ich dann dazu kommen können, die Erbliehkeitsverhältnisse z. B. von zwei verschiedenen Säugetierarten, und wenn sie zu den fruchtbarsten gehören, auf dem einzigen gangbaren Wege der Kreuzungsanalyse zu ermitteln? Nun kommt aber gewöhnlich noch die zweite große Schwierigkeit — sie ist in den meisten Fällen zurzeit unüberwindbar — hinzu, die Unfruchtbarkeit der Speziesbastarde. Seit alter Zeit, namentlich aber seit LINNÉ, spielt ja dieser Faktor — wenigstens auf dem Papier — eine sehr große Rolle als Kriterium der Spezifizität. Art ist die oberste Sippe, die höchste systematische Einheit, deren Glieder sich miteinander freipaaren und fruchtbare Nachkommen erzeugen. Unfruchtbarkeit ist die arttrennende Barriere.

Es kann und soll nicht unsere Aufgabe sein, auf die Artfrage einzutreten. Alle Einsichtigen werden zugeben, daß eine jede Definition des Artbegriffes künstlich ist. Arten lassen sich nicht allgemein scharf abgrenzen, wenn auch viele LINNÉsche Arten zweifellos ganz natürliche, einheitliche Sippen darstellen. Die meisten Nichtbloßsystematiker unter den Zoologen und Botanikern sind wohl auch durchaus geneigt, dem Kriterium der Fruchtbarkeit als demjenigen von weitüberragender Bedeutung den Vorzug zu geben, aber es läßt sich eben praktisch nicht durchführen und ist auch, wenigstens in der Zoologie, sozusagen nie durchgeführt worden. Welch ein Glück und welch ein Segen, wenn unsere Systematiker sich darauf verpflichten würden, die Unfruchtbarkeit der Bastarde von zwei Sippen festzustellen, bevor sie diese Sippen als gute Spezies proklamieren! Und wenn unser Gesamtkatalog aller Arten von diesem Kriterium aus einer zuverlässigen Revision unterzogen würde! Wie würde er wohl nachher aussehen? Wir sprechen natürlich nicht von den Tiefseeorganismen und nicht von der fossilen Fauna und Flora. Diese blieben natürliche Schutzgebiete, Reservationen, den neugierigen Blicken der kritischen Systematiker für alle Zeiten verschlossen.

Tatsächlich werden alle die guten Arten, welche in den Faunen und Floren aufgeführt sind, nur durch morphologische Unterschiede charakterisiert, nur bei

gewissen niedersten Einzelligen kommen auch oder kommen gelegentlich sogar bloß physiologische Unterscheidungsmerkmale in Betracht.

Wenn nun das Kriterium der fruchtbaren oder unfruchtbaren Nachkommenschaft schon wegen der Unanwendbarkeit und der großen Unbequemlichkeit praktisch nicht in Betracht kommt, so kann man ihm auch aus inneren Gründen keine entscheidende Bedeutung beimessen. Bekanntlich sind viele Pflanzen streng selbststeril. Wenn man z. B. die Narben von *Antirrhinum molle* gleichzeitig mit eigenem Pollen und mit Pollen ganz anderer Spezies bestäubt, bekommt man nur Bastarde! (BAUR). Hier wären also männliche und weibliche Teile einer und derselben Pflanze spezifisch verschieden und Individuen von Sippen, die allgemein als gute Arten betrachtet werden, spezifisch identisch! Ferner ist der Nachweis erbracht, daß die Fruchtbarkeit zwischen den hundertten von verschiedenen, ganz untergeordneten Sippen (kleinen Arten, Elementararten) des Hungerblümchens *Erophila* (*Draba*) *verna* stark variiert, daß sie untereinander sehr verschieden fruchtbar, zum Teil sogar völlig unfruchtbar sind. Was sollen wir aber zu den Fällen sagen, wo von den beiden reziproken Kreuzungen zwischen zwei „guten“ Arten, die eine fruchtbar, die andere unfruchtbar ist? So ist das Gras *Aegilops ovata* mit Weizenpollen (*Triticum vulgare*) fruchtbar, während die Befruchtung des Weizens mit Blütenstaub von *Aegilops* nicht gelingt. Ähnlich verhalten sich *Mirabilis longiflora* und *M. Jalapa*. Nach E. LEHMANN hatten schon KÖLREUTER, GÄRTNER, NAUDIN u. a. Bastarde zwischen diesen beiden Pflanzen wohl dann zustande gebracht, wenn *Mirabilis Jalapa* Weibchen, *Mirabilis longiflora* Männchen war, nicht aber umgekehrt. Ähnliches wissen wir durch STANDFUSS auch von Schmetterlingsarten. Wollten wir konsequent sein, so müßten wir bei strikter Durchführung des Fruchtbarkeitskriteriums hier den Unsinn behaupten: Was weiblich ist an *Mirabilis Jalapa*, ist spezifisch identisch mit dem, was an *Mirabilis longiflora* männlich ist, das Männliche der ersteren Sippe aber ist von dem Weiblichen der letzteren spezifisch unterschieden. Und ferner: Nach BAUR ist der Bastard zwischen *Antirrhinum siculum* und *Antirrhinum majus* im weiblichen Geschlecht völlig steril, hat aber fruchtbare Pollen. Ganz ähnliches fand STANDFUSS bei Schmetterlingsbastarden, was ihm erlaubte, Bastardmännchen mit Weibchen der beiden genuinen Elternarten zurückzukreuzen.

Während die Botaniker schon lange darauf verzichten mußten und auch darauf verzichtet haben, die unbeschränkte Fruchtbarkeit für das Kriterium der spezifischen Zusammengehörigkeit schlechthin zu halten, sind die Zoologen bis in die jüngste Zeit konservativer geblieben. Aber sie werden sich eben auch entschließen müssen, die gänzlich unhaltbare Position aufzugeben. Es genügt hier auf die im speziellen Teile ausführlich referierten Kreuzungsversuche von POLL und BONHOTE mit Enten und Fasanen hinzuweisen, nach welchen nicht nur Vertreter von solchen Sippen leicht fruchtbar miteinander gepaart werden können, die von den Systematikern als getrennte Arten oder als Arten verschiedener Gattungen oder sogar als verschiedenen Familien angehörig betrach-

tet werden, sondern solche Mischlinge sich auch selbst wieder als fruchtbar erweisen.

Wenn man sich bestrebt, den gegenwärtigen, auf sehr enger Erfahrungsbasis ruhenden Stand unserer positiven Kenntnisse in der Frage der Fruchtbarkeit bei Kreuzung von Vertretern verschiedener Kategorien des Systems objektiv zusammenzufassen und die Selbststerilität aus dem Spiele läßt, so wird man folgende Sätze aufstellen dürfen.

1. Es kommen im Tierreich wie im Pflanzenreich als normale, regelrechte Erscheinungen bei Kreuzungen zwischen verschiedenen Einheiten des Systems alle erdenklichen Abstufungen zwischen vollkommener Fruchtbarkeit und vollkommener Sterilität vor. Vollkommene Unfruchtbarkeit liegt dann vor, wenn schon die beiden reziproken Paarungen zwischen zwei reinen Sippen keine Nachkommenschaft ergeben. Vollständige Fertilität dann, wenn solche Kreuzungen gesunde Nachkommen in normaler Zahl ergeben, welche sich ihrerseits wieder untereinander und in ihrer ganzen Nachkommenschaft als normal fruchtbar erweisen.

2. Die Fruchtbarkeit nimmt im allgemeinen mit der systematischen Verwandtschaft rasch ab. Viele Ausnahmen von dieser Regel.

Unter den Abstufungen von dem, was wir hier Fruchtbarkeit nennen, verdient besondere Beachtung, die, wie es scheint, auf innere Ursachen zurückzuführende, verschieden große Sterblichkeit der Hybriden auf verschiedenen Stufen ihrer ontogenetischen Entwicklung vom befruchteten Ei bis zum ausgebildeten Organismus.

Es handelt sich im vorstehenden selbstverständlich nur um die geschlechtliche Fortpflanzung durch befruchtete Eier. Was die vegetative Vermehrung anbetrifft, so weiß man für manche pflanzlichen Artbastarde (und nur für solche), daß dieselbe in keiner Weise geschwächt erscheint.

Hier ist wohl der Ort der berühmten Beobachtung Erwähnung zu tun, über die VON WETTSTEIN in seiner Abhandlung „Übersprungweise Zunahme der Fertilität bei Bastarden“ 1908 berichtet. *Sempervivum* bastarde waren anfänglich ganz oder fast ganz steril, bei vegetativer Vermehrung entstanden jedoch ziemlich fruchtbare Sprosse¹⁾.

¹⁾ Die näheren Umstände werden in den Lehrbüchern, soweit meine Erfahrung reicht, nicht angegeben. Da die Abhandlung, wenigstens für die Zoologen, nicht leicht zugänglich ist, werden es vielleicht manche begrüßen, wenn ich Genaueres mitteile. 1897 blühte im Prager botanischen Garten ein Exemplar des Bastards *Sempervivum Pittonii* × *S. arachnoideum*, von V. WETTSTEIN *S. Tempiskyi* genannt. Dieser Bastard war nicht künstlich hergestellt worden, doch stimmte er mit anderen durch künstliche Bestäubung der genannten Arten erzielten Exemplaren überein. Die Blüten des Bastards waren 1897 vollkommen steril. Die Pflanze wurde vegetativ aus den Rosetten der Seitensprosse vermehrt. 1900 gelangten drei von acht in dieser Weise entstandenen Pflanzen zur Blüte. Die Untersuchung dieser Blüten ergab nunmehr eine Sterilität von nur 56—60%. 40—44% der Pollenkörner erwiesen sich als vollkommen normal ausgebildet. Ein viertes Exemplar, das 1903 blühte, zeigte 45% fertile Pollenkörner.

Ursachen der Unfruchtbarkeit. Hierüber befinden wir uns immer noch in einem fast beschämenden Zustande der Unwissenheit. Wir denken an vielerlei und wissen im Grunde wenig. Die Sache muß übrigens von vornherein von verschiedenen Gesichtspunkten aus betrachtet werden. — Eine erste, in sehr allgemeiner Fassung gehaltene Frage ist die: Warum entstehen für gewöhnlich keine Artbastarde? Eine zweite Frage wäre sodann die: Warum sind die Artbastarde, wenn sie entstehen, auch dann, wenn sie sich gesund und anscheinend ganz normal entwickeln, fast ausnahmslos unfruchtbar? Sodann müssen wir gewiß die Unfruchtbarkeit aus rein äußeren Gründen von derjenigen aus inneren Gründen unterscheiden oder doch immer mehr danach trachten, eine solche Unterscheidung exakt wissenschaftlich zu begründen und durchzuführen.

Zweifellos spielen rein äußere Verhinderungsgründe oft eine große, ja die entscheidende Rolle, wenn zwischen gewissen nahe verwandten, reinen Sippen, eventuell auch Arten, überhaupt keine Bastarde entstehen. Dagegen sind die Ursachen der Unfruchtbarkeit der Artbastarde selbst wohl ganz vorwiegend innerer Natur.

Unter den rein äußeren Hinderungsgründen wollen wir hervorheben:

1. Die sehr verschiedene Körpergröße verschiedener, auch artgleicher Sippen, welche eine Paarung ohne künstliche Nachhilfe unmöglich macht. Man denke an die Riesen- und Zwergrassen von Hunden, Pferden und Hühnern.

2. Räumliche oder geographische Isolierung. Der Wohn- oder Standort, das Habitat von zwei Sippen ist derart verschieden, daß es zu einer Paarung oder einer Bestäubung nie kommen kann.

3. Zeitliche Isolierung. Zwei Sippen werden zu verschiedener Zeit geschlechtsreif. Von zwei Pflanzenarten blüht die eine am Tage, die andere in der Nacht, die eine im Frühjahr, die andere im Herbst. Die Insekten, auf deren Besuch die Pflanzen für die Bestäubung angewiesen und auf den sie eingerichtet sind, sind zu diesen verschiedenen Zeiten verschieden.

4. Gewisse Organisationsverhältnisse, die als Mutationen (?) auftreten, sind derart, daß sie eine fruchtbare Paarung unmöglich machen. Das Kaulhuhn ist in hohem Grade unfruchtbar und würde, in der freien Natur sich selbst überlassen, in kürzester Frist aussterben. Der Grund ist folgender: Dem Kaulhuhn fehlt die ganze freie Schwanzwirbel-

Der zweite Fall. Die Blüten eines Exemplares des Bastardes *S. trichophorum* (*arachnoideum* × *montanum*) wurden von v. WETTSTEIN im Prager botanischen Garten 1897 untersucht. Er fand den Pollen fast ganz steril (98% Sterilität), wie das für diesen Bastard die Regel sein soll. Durch vegetative Vermehrung erhielt v. WETTSTEIN aus Seitenrosetten dieses Bastardexemplars vier Pflanzen, die sich selbst wieder auf demselben Wege vermehrten. 1900 kamen zwei Infloreszenzen zur Entwicklung, deren Blüten untersucht wurden und nur 48%, resp. 54% sterilen Pollen zeigten. 1903 zeigte eine Infloreszenz desselben Satzes 58% sterilen Pollen; nachher blühte der Satz nicht mehr. v. WETTSTEIN hält es für möglich, daß eine wesentliche Änderung der Lebensbedingungen der Pflanzen, die tatsächlich in beiden Fällen stattgefunden hatte, mit der konstatierten bedeutenden Hebung der Fertilität des Pollens in einem Zusammenhang steht.

Arnold Lang, Experimentelle Vererbungslehre.

säule, fehlt die Bürzeldrüse, fehlen die Sichel- und Steuerfedern. Infolgedessen hängt der Sattelbehang (vgl. den speziellen Teil), dem Hinterteil des Körpers anliegend, über die Kloake herunter, sie mehr oder minder vollkommen zudeckend. Bei der Begattung ist deshalb die normale Vereinigung der beiden Kloaken behindert. Man findet in der Tat nach vollzogener Copula die Hinterseite (Außenseite) des Sattelbehangs der Kaulhennen mit Sperma befleckt. Wir entfernten in den Kaulhühnerzuchten unseres Züricher Instituts den Sattelbehang durch Ausrupfen oder Abschneiden der Sattelfedern. Dann ging die Begattung in normaler Weise vor sich und die Fruchtbarkeit wurde eine normale. — Viel zitiert wird ein von SETTEGAST erwähnter Fall eines Bastards zwischen Fettsteißschaf und Fettschwanzschaf, bei dem, wie die Abbildung (Fig. 39) zeigt, die



Fig. 39.

Links Fettschwanzschaf, rechts Fettsteißschaf, in der Mitte Bastard zwischen beiden.
Nach H. SETTEGAST.

Schwanzwurzel durch Fettbildung so mächtig verdickt und verbreitert ist, daß von einer erfolgreichen Deckung nicht die Rede sein kann¹⁾.

¹⁾ Da das Nähere über diesen interessanten Fall in Zoologenkreisen sehr wenig bekannt geworden ist, so wollen wir noch genauere Mitteilungen nach SETTEGAST (1888, S. 121) machen, der sie selbst einem Freunde aus Südrußland verdankt und die er nach wiederholten Erkundigungen für durchaus zuverlässig hält. Das Fettsteißschaf, (Fig. 39, rechts), Tschentükschaf, das eigentliche Tartarschaf, das in Südrußland neben dem Merinoschafe in geringer Zahl gehalten wird, ist schwanzlos und scheint nur noch einen einzigen Schwanzwirbel zu besitzen. Dafür hat es zu jeder Seite des Afters einen unförmlichen Wulst hängen, der aus einem Fettpolster gebildet wird und sich von der Stelle, wo sonst die Schwanzwurzel sitzt, bis über den halben Hinterschenkel hinzieht. Für die Funktionen des Afters und der Scheide lassen die Fettpolster nur eine schmale Spalte zwischen sich offen. Bei dem eigentlichen Fettschwanzschaf (Wolösch) (Fig. 39, links), das in derselben Gegend gehalten wird, reicht die Schwanzspitze bis auf die Hacken. Die Schwanzwurzel pflegt bis gegen einen halben Fuß breit zu sein. Der ganze Schwanz hat die Gestalt einer langen, oben dicken Rübe. Beim Sprunge pflegt der Bock dieser Rasse den Mutterschafen sehr geschickt den breiten Schwanz beiseite zu schieben. Auch Böcke der Fettsteißrasse erlangen diese Fertigkeit und bespringen die fettschwänzigen Wolösch-Schafe mit ebensoviel Bereitwilligkeit wie die Wolösch-Böcke die fettsteißigen Tschentük-Mütter. Bei der Nachkommenschaft aus diesen Kreuzungen erscheinen nun die Eigenschaften des Fettsteißes und des Fettschwanzes so verschmolzen, daß die Fettwülste des ersteren in der Mitte zu einem Fettschwanz verwachsen sind (Fig. 39, Mitte). Dieser sehr breite und über einen Zoll dicke

5. Die Blüten nahe verwandter Pflanzenarten sind derart voneinander abweichend geformt, daß sie auf die Bestäubung durch verschiedene Insektenarten angewiesen sind.

6. Die Kopulationsorgane nahe verwandter Tiersippen zeigen, wenn auch oft scheinbar nebensächliche und geringfügige, so doch derartige anatomische Abweichungen, daß dadurch eine erfolgreiche Kopulation unmöglich oder doch erschwert wird.

In diesem Zusammenhang muß darauf hingewiesen werden, daß fast ganz allgemein im Tierreiche die sekundären Sexualorgane, speziell die Kopulationswerkzeuge, die sichersten und zuverlässigsten Artunterscheidungsmerkmale liefern. Man denke nur an die Insekten und Platoniden.

7. Ganz geringe, auch für den empfindlichsten Feinriecher ununterscheidbare Differenzen im Duft, im Geruche, spielen ganz sicher bei der geschlechtlichen Isolierung von Varietäten und Arten in der freien Natur eine außerordentlich große Rolle, indem sie wirksame Idiosynkrasien bedingen. Individuen verschiedener Stämme, Sippen, Varietäten und Arten können sich „nicht riechen“. Umgekehrt sind spezifische Düfte, vielleicht mehr noch als Stimmen, Farben und Zeichnungen, Lockmittel für die beiden Geschlechter einer und derselben Tiersippe. Man vergleiche hierüber hauptsächlich die Ausführungen von STANFUS.

8. Die bis jetzt besprochenen äußeren Hemmnisse der geschlechtlichen Vereinigung von Individuen verschiedener Sippen brauchen a priori in keiner Weise Hemmnisse für den eigentlichen Befruchtungsvorgang, die fruchtbare Vereinigung eines Spermiums mit einem Ei, zu sein. Der Botaniker oder Gärtner wird durch künstliche Bestäubung oft mit Leichtigkeit auch solche Varietäten oder Arten fruchtbar miteinander kreuzen, die in der freien Natur aus diesen oder jenen äußeren Ursachen gewöhnlich keine Hybriden bilden. Durch künstliche Befruchtung, z. B. künstliche Injektion von Sperma in Uterus und Ovidukt, in die Nähe des reifen Eies, wird man auch im Tierreich noch vieles erreichen und manche wichtige Kreuzungsversuche durchführen können, die rein äußeren Hindernissen begegnen. Es kann von vornherein als ganz sicher gelten, daß z. B. künstliche Befruchtung einer Riesenhündin durch das injizierte Sperma des Männchens einer Zwerggrasse stets leicht gelingen wird. Ratte und Maus, sich selbst überlassen, paaren sich nie. Durch Injektion von Sperma hat IWANOFF, dessen wichtige Arbeiten über künstliche Befruchtung im speziellen Teil eingehend referiert werden, Bastarde zwischen diesen Nagerarten erzielt (Fig. 40 S. 132).

9. Eine scheinbar geringfügige Differenz in der chemischen Beschaffenheit der in den Gonaden oder Gonodukten (Eileiter, Uterus) enthaltenen serösen

mehrere Zoll über After und Scheide herabfallende Fettwulst ist ausreichend, das weibliche Tier vor dem Sprunge eines jeden Bockes zu schützen und den Begattungsakt unmöglich zu machen. Der männliche Mischling ist kopulationsfähig. Er muß sich aber an Fettsteiß- und Fettschwanz-Mütter halten. Beachtenswert ist nun die Bemerkung des Gewährsmannes, daß nur diejenige in diesem Falle entstehende Nachkommenschaft der Sterilität entgeht, welche wieder als Folge des Sichtung- und Zuchtungsprozesses der Natur in den Fettschwanz- oder Fettsteißcharakter zurückfällt.

Flüssigkeiten oder der von akzessorischen Drüsen abgesonderten Sekrete mag leicht durch Schädigung, Schwächung der Gameten ihre normale Vereinigung zur Befruchtung vereiteln. Solche Hindernisse nähern sich schon mehr den inneren. Es ist sehr zu begrüßen, daß man nun auch das serobiologische Verhalten der Geschlechtszellen genau zu untersuchen begonnen hat. Auf diesem Gebiete ist Großes für die Vererbungslehre zu erwarten.

10. Selbststerilität und Individualstoffe (vgl. besonders JOST 1907 und CORRENS 1912). Die Erscheinung der Selbststerilität bei

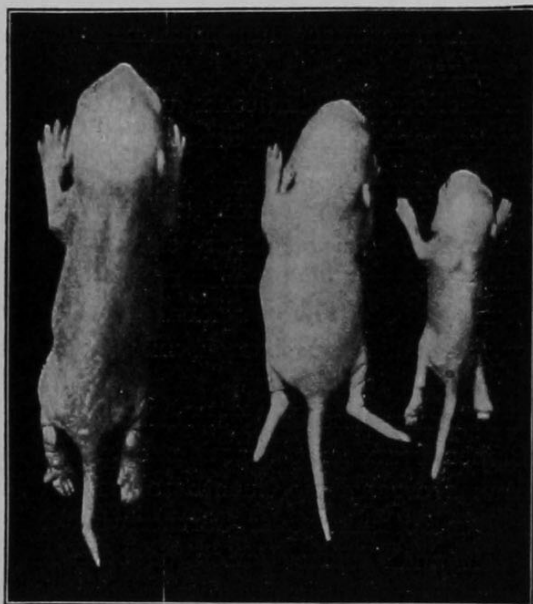


Fig. 40.

In der Mitte ein vier Tage alter Bastard zwischen Ratte und Maus, aus künstlicher Befruchtung. Links ein vier Tage altes Rattenjunges, rechts ein ebenso altes Junges einer Maus.

Nach IWANOFF aus Goldschmidt.

Pflanzen ist vor allem durch DARWIN bekannt geworden. Bei selbststerilen Pflanzen mit zwittrigen Blüten hat die Übertragung des Pollens der eigenen Blüte auf die Narbe des eigenen Stempels keine befruchtende Wirkung. Auch nicht der Pollen einer anderen Blüte des gleichen Pflanzenindividuums und auch nicht der Blütenstaub aller Pflanzenindividuen, die mit dem zu befruchtenden auf ungeschlechtlichem Wege (durch Bildung von Stecklingen, Ablegern usw.) ohne Einschaltung geschlechtlicher Vermehrung direkt verwandt sind. Es verhalten sich also in diesem Falle wiederum alle auf ungeschlechtlichem Wege entstandenen Deszendenten einer Stammpflanze, mögen sie zeitlich und räumlich noch so weit getrennt sein, wie wenn sie noch Äste und Zweige dieser Stammpflanze wären. JOST (1907) konnte nun nachweisen (wir referieren nach CORRENS), daß bei

solchen Gewächsen der eigene Blütenstaub schon auf der Narbe und dann weiterhin im Griffel in seiner Entwicklung (bei der Bildung der Pollenschläuche) gehemmt ist, während der fremde Blütenstaub die zur Befruchtung nötigen Schläuche ungehindert entwickeln kann. JOST nimmt an, daß in jeder Pflanze „Individualstoffe“ vorhanden sind, gegen welche die eigene Pflanze indifferent ist, während diejenigen anderer Pflanzenindividuen stimulierend wirken. CORRENS nennt diese Stoffe, die er mit JOST nicht für lebende Protoplasmasubstanzen, sondern für lösliche, diffusionsfähige Stoffe hält, Hemmungstoffe, die die normale Entwicklung des eigenen Pollens verhindern, möge diese Hemmung wörtlich zu nehmen sein, oder nur auf dem Ausbleiben einer Förderung der Pollenkeimung beruhen.

Es herrschte offenbar die Ansicht, daß der Pollen jedes fremden (aus einem anderen Sexualakt hervorgegangenen) Individuums die Befruchtung ausführen könne.

Hier setzte nun eine experimentell-züchterische Untersuchung von CORRENS (1912) mit dem bei uns überall verbreiteten Wiesenschaukraut, *Cardamine pratensis*, ein, aus welcher sich das sehr wichtige Resultat ergab, daß die Hemmungstoffe, auf denen die Selbststerilität dieser Pflanze beruht, keine richtigen Individualstoffe sind, d. h. keine chemischen Verbindungen, die für das einzelne Individuum charakteristisch wären, die bei seiner Entstehung neu entstanden und mit seinem Untergang spurlos vergingen. Vielmehr sind die Hemmungstoffe genotypisch festgelegte Linienstoffe, deren Ausbildung auf der Anwesenheit einer Anlage beruht, die vererbt wird, also eines besonderen Gens, das sogar wahrscheinlich dem MENDELSchen Spaltungsgesetz folgt.

Wenn im allgemeinen, sagt CORRENS, die aus dem Freien gehalten, nicht auf ungeschlechtlichem Wege auseinander hervorgegangenen Stöcke der *Cardamine pratensis*, untereinander bestäubt, fertil sind, so rührt das daher, daß offenbar zahlreiche solche Linien vorhanden sind, die aber gerade infolge der Selbststerilität fortwährend untereinander bastardiert werden. „Reine“ Linien können also hier nicht bestehen, weil Pflanzen mit denselben Hemmungstoffen miteinander keine Nachkommenschaft geben können.

CORRENS dehnt die mit den Selbstbefruchtungshemmungstoffen gewonnenen Erfahrungen auch auf andere Gebiete aus, z. B. auf die Ausbildung der Riechstoffe. Wir können annehmen, daß der Geruch des Einzelindividuums nicht von einer einzigen chemischen Verbindung hervorgebracht wird, sondern sich aus verschiedenen, auf selbständigen Genen beruhenden Riechstoffen zusammensetzt, die sich demgemäß auf die mannigfaltigste Weise kombinieren können. „Wie wir annehmen dürfen, daß all die verschiedenen Gesichter um uns herum durch die Kombination zahlreicher — der Individuenzahl gegenüber aber wahrscheinlich verschwindend weniger — Züge entstehen, die getrennt vererbt werden können und wirklich so vererbt werden, dürfen wir auch annehmen, daß relativ wenige Riechstoffe, deren Entfaltung von vererbten Anlagen abhängt, in verschiedener Weise ausgelesen und kombiniert, genug differente Gesamtgerüche geben, daß der Hund die Fährten auseinanderhalten kann.“ Die besondere Kombination ist das Individuelle.

11. Es gibt sicher noch zahlreiche in Verschiedenheiten des Zellmechanismus und -chemismus begründete Ursachen, welche die Befruchtung der Eier durch fremdartiges Sperma noch im letzten Augenblick vereiteln. Die Mikropyle in der Eimembran mag dem fremden Spermium nicht angepaßt sein. Die Bildung der Befruchtungsmembran mag bei der Berührung der Eioberfläche mit dem fremden Spermium nicht in der normalen Weise erfolgen; es mag Überbefruchtung eintreten. Die beidseitigen Zellsäfte mögen einseitig oder gegenseitig schädigend auf die plasmatischen Sub-

stanzen einwirken. Die normalen chemotaktischen Wechselbeziehungen zwischen den Ei- und Spermasubstanzen mögen gestört sein usw.

12. Man kann schon die sub 10 als möglich erwähnten Ursachen der Unfruchtbarkeit als *innere* bezeichnen. Innere Ursachen *par excellence* wären nun solche, die in einer Unverträglichkeit der beiden sich beim Befruchtungsprozeß vereinigenden Chromosomengarnituren beruhen würden. Bei zunehmender systematischer Entfremdung könnte der haploide Chromosomenbestand des art- oder gattungsfremden Spermiums so verschieden werden von demjenigen des Eies, daß sich die Vereinigung der beiden haploiden Bestände zu einer sich dauernd bewährenden diploiden Chromosomengarnitur nicht mehr vollziehen könnte. Dieser Seite der Frage werden wir im speziellen Teil, besonders im Abschnitt „*Echinodermata*“, näher treten. Da die Chromosomen heutzutage wohl fast allgemein und gewiß mit Recht als Vererbungsträger betrachtet werden, so ist sie für uns selbstverständlich von besonderem Interesse.

13. Was die Unfruchtbarkeit der Artbastarde anbetrifft, so beanspruchen wohl, im Anschluß an das sub 12 Gesagte, das größte Interesse die Beobachtungen (von TISCHLER u. a.) über Anomalien in der Chromosomenausrüstung der Zellen des Bastardkörpers und namentlich die zielbewußten Untersuchungen von POLL, über die im speziellen Teil ausführlich referiert wird, und welche ergeben haben, daß — untersucht wurden namentlich *Enten-* und *Phasianidenbastarde* —, bei Art- und Gattungshybriden Störungen im normalen Verlauf der Gametogenese (der Eizellen- und Samenzellenbildung) auftreten, welche die Bildung reifer Gameten verhindern oder beeinträchtigen und im großen und ganzen um so früher eintreten und um so tiefer eingreifend sind, je weniger nahe verwandt miteinander die beiden Elterntypen der Bastarde sind.

XXXVII. Die Verschiedenheit reziproker Artbastarde.

Es ist eine im Tierreich ziemlich weit verbreitete Erscheinung, namentlich bei sexuell dimorphen Formen, daß bei der Kreuzung von zwei Sippen (es handelt sich fast ausschließlich um Arten) *A* und *B* das Kreuzungsprodukt $A \text{ ♂} \times B \text{ ♀}$ in bestimmter charakteristischer Weise von dem Kreuzungsprodukt $A \text{ ♀} \times B \text{ ♂}$ abweicht. Allgemein bekannt ist der Fall der Pferd-Eselbastarde. Der Bastard aus Pferdehengst und Eselstute ist der *Maulesel*, derjenige aus Pferdestute und Eselhengst das *Maultier*. Die Unterschiede zwischen diesen Bastarden werden im speziellen Teil angegeben¹⁾. Am genauesten sind sonst noch die Unterschiede zwischen reziproken Bastarden bei den Schmetterlingen bekannt geworden,

¹⁾ In PLATES eben erschienener vortrefflicher „Vererbungslehre“ lese ich S. 247 die folgende überraschende Mitteilung, welche allerdings, wenn sie sich bestätigt, die Frage der Pferde-Esel-Bastarde in einem ganz anderen Lichte erscheinen lassen würde: „Prof. v. NATHUSIUS machte mich an der Hand der im Haustiergarten der Universität Halle befindlichen (ungefähr 8) Exemplare (solcher Bastarde) darauf aufmerksam, daß ein scharfer Unterschied zwischen beiden Bastarden (Maulesel und Maultier) nicht festzustellen ist, wenn mehrere Tiere verglichen werden Die reziproken Kreuzungen sind gleich“

besonders durch die experimentellen Untersuchungen von STANDFUSS. Doch ist kein einziger Fall mit den modernen vererbungsanalytischen Methoden irgendwie genauer untersucht und die Untersuchung wird, da es sich um Artkreuzungen handelt, auf die bekannten ungeheuren Schwierigkeiten stoßen. Man wird zunächst sein Augenmerk auf Fälle der Verschiedenheit reziproker, uneingeschränkt fruchtbarer Varietätsbastarde lenken müssen, die sich nur durch wenige Merkmale unterscheiden, und es steht zu erwarten, daß die weitere Verfolgung des Fragenkomplexes der geschlechtsverknüpften Vererbung Licht bringen wird, da es sich wahrscheinlich um Koppelungen von Genen somatischer Merkmale mit dem Faktor für Weiblichkeit einerseits und demjenigen für Männlichkeit andererseits handeln wird.

XXXVIII. Das Luxurieren der Bastarde.

Es gilt als ausgemacht, daß den wirklich oder angeblich schädlichen Folgen der Inzucht, von denen im speziellen Teil vielfach die Rede sein wird, die Fremdbefruchtung, die Verbindung zwischen Individuen verschiedener Linien, Stämme und auch Sippen höherer Ordnung, durch „Blutauffrischung“ entgegenwirkt. — Die Frage ist indes sehr viel komplizierter und sehr viel weniger liquid, als man gewöhnlich glaubt. Neuerdings hat besonders SHULL einen verdienstlichen Anfang damit gemacht, der Sache bei Maisrassen experimentell genauer nachzugehen. Er fand in der Tat, daß Rassenhybridation ein das Wachstum und die Lebenskraft stark fördernder Stimulus ist, daß die Merkmale im heterozygotischen Zustande am kräftigsten ausgebildet sind, und daß somit die Lebenskraft in direktem Verhältnis zu den im heterozygotischen Zustande vorhandenen Faktoren steht. Das führt uns auf die den Züchtern seit alter Zeit wohlbekannte Erscheinung des Luxurierens oder der Luxuration der Bastarde, wobei hauptsächlich Artbastarde in Frage kommen. Man versteht darunter eine über das bei „Blutauffrischung“ eintretende Maß von kräftigerem Gedeihen stark hinausgehende Entwicklung, die in der Tat bei gewissen Kreuzungen vielfach konstatiert werden kann. Die Bastarde werden auffällig stark, kräftig, üppig, gesund und widerstandsfähig, und gewisse pflanzliche Bastarde zeigen geradezu einen Riesenwuchs. Im Tierreich pflegt man meist auf die Leistungsfähigkeit der Maultiere hinzuweisen. Da luxurierende Artbastarde oft unfruchtbar sind, so ist schon seit langer Zeit und immer wieder der naheliegende Gedanke ausgesprochen worden, daß das Luxurieren darauf zurückzuführen sei, daß infolge des Ausbleibens der Bildung von Fortpflanzungszellen trophische Energie in reichlichem Maße verfügbar bleibt, welche der kräftigen Entfaltung des Soma zugute kommt. Aber es sind Fälle genug bekannt geworden, wo luxurierende Bastardpflanzen sehr üppig blühten und auch sehr reichlich Frucht ansetzten, ja auch in ihrer Fruchtbarkeit geradezu luxurierten. Und wir dürfen ebensowenig jene so zahlreichen Fälle vergessen, wo Artbastarde auf frühen Entwicklungsstadien zugrunde gehen oder sich nur kümmerlich entwickeln und vielfach nur zu mißgestaltigen Schwächlingen werden.

XXXIX. Falsche oder einseitige Bastarde. Pseudogamie (Focke), Monolepsis (Bateson).

Im Jahre 1894 kreuzte MILLARDET einheimische kultivierte Erdbeersorten (Gattung *Fragaria*) mit amerikanischen. Bei mehreren dieser Kreuzungszuchten erhielt er Nachkommen, die vollständig dem Typus des einen Elters nachschlugen, vollkommen *metromorph*¹⁾ oder *patromorph* waren. Die Regel war, daß sie den mütterlichen Charakter rein zur Schau trugen. Ausnahmsweise, bei wenigen Versuchen und in vereinzelt Exemplaren, erhielt MILLARDET auch Hybride vom reinen väterlichen Typus. Er konstatierte, daß diese „falschen“ Bastarde samenbeständig waren. Der Fall wurde unter der Zahl der nunmehr überhaupt sehr zweifelhaft gewordenen Fälle der Bildung konstanter Bastardrassen angeführt. Falsche (einseitige) Hybriden hat auch HURST (1900) bei Orchideen gezogen. Er befruchtete z. B. *Zygopetalum Mackayi* mit dem Pollen von vier verschiedenen Arten von *Odontoglossum*, einer *Lycasta*-Art und einer *Oncidium*-Art und erhielt bei diesen sechs verschiedenen Kreuzungen immer dasselbe Resultat, immer den nämlichen Typus der Nachkommenschaft, nämlich immer nur reine Exemplare von *Zygopetalum Mackayi*. Auch B. LIDFORSS (1905, 1907) erhielt bei Kreuzungen von *Rubus*-arten (*R. nemoralis* var. *acuminatus*, *R. caesius*) neben echten Bastarden auch einseitig mütterliche. Die echten Bastarde zeigten bei der Weiterzucht die für Artbastarde in der F_2 -Generation wahrscheinlich charakteristische, aber nur in großen Populationen demonstrierbare sehr große Multiformität, die einseitig mütterlichen Bastarde dagegen erwiesen sich bei Weiterzucht als in diesem ihrem Charakter konstant. BATESON bezeichnet diese Bildung einseitiger Bastarde als *Monolepsis*.

Den MENDELSchen *Hieracium*-fall wollen wir in einem besonderen Artikel kurz besprechen.

Im Tierreich sind zwei Fälle von Bildung einseitiger erwachsener Bastarde bei Artkreuzungen genauer bekannt geworden, der eine durch PRZIBRAM (1907, 1909) bei Mantiden (der bekannten Orthopterengruppe der Gottesanbeterinnen) und von mir (LANG 1908, 1911, 1912) bei Tacheen. Über beide Fälle wird im speziellen Teile ausführlicher berichtet. PRZIBRAM hat die ägyptische Gottesanbeterin *Sphodromantis bioculata* ♀ durch künstliche Einführung eines Spermatophors der europäischen Gottesanbeterin *Mantis religiosa* zur Ablage fruchtbarer Eier gebracht. Die sich in geringer Zahl und sehr langsam entwickelnden Larven zeigten alle Charaktere der *Sphodromantis*.

Bei meinen eigenen Bastardierungsversuchen von verschiedenen *Tachea*-arten erhielt ich echte Hybriden, die eine im ganzen uniforme Stellung zwischen den beiden Elternarten einnahmen, nur aus der Kreuzung von *T. hortensis* mit *T. nemoralis*. Diese Bastarde erwiesen sich als unfruchtbar. Bei dieser und anderen Artkreuzungen der Gruppe *Tachea* entstanden aber auch einseitige Bastarde, die ganz einer der beiden Elternarten nachschlugen und sich, soweit sie darauf geprüft wurden, als fortpflanzungsfähig und konstant erwiesen. In ver-

¹⁾ μήτηρ griech. Mutter.

einzelten Fällen entstanden neben echten Bastarden auch vereinzelte einseitige. In denjenigen Fällen, in denen sich das nachweisen ließ — die exakte Beweisführung bietet bei diesen hermaphroditischen Tieren, bei denen beide Eltern Eier legen, einige Umständlichkeiten —, zeigten die einseitigen Bastarde vollkommen die äußere Erscheinung und den inneren Bau der mütterlichen Art.

In dem großen Echinodermen-Kapitel dieses Werkes, welches ausführlich von der künstlichen, chemischen Entwicklungserregung und von der durch art-, gattungs- oder gar klassenfremdes Sperma induzierten Parthenogenesis handelt, wird auch gezeigt, daß infolge der durch Befruchtung mit artfremdem Sperma angeregten Entwicklung Larven entstehen, welche in vielen Fällen ganz den Larventypus der mütterlichen Art zur Schau tragen.

Es stellt sich aber nun immer sicherer heraus, daß es sich bei der Bildung der einseitigen, konstanten Bastarde gar nicht um die Wirksamkeit besonderer, von den MENDELSchen abweichender Vererbungsgesetze handelt. Es wird immer wahrscheinlicher, daß die Entwicklung der einseitigen Bastarde von Keimen ausgeht, in welchen von Anfang an, d. h. vom Ei an, nur mütterliches Chromatin, nur mütterliche Erbsubstanz enthalten ist, oder in welchen doch nur die Erbsubstanz des einen Elters in funktionsfähigem Zustande vorkommt. Die Bastardkeime sind also mit Bezug auf die funktionierende, maßgebende Chromatinsubstanz gar keine wirklichen Bastarde. Wenn nun z. B. bei gewissen Pflanzen nicht bestäubte Blüten überhaupt keinen Samen geben, mit artfremdem Pollen bestäubte dagegen Samen bilden, aus denen Bastarde mit einseitig mütterlicher Organisation hervorgehen, so lag und liegt der Gedanke nicht fern, daß die Fremdbestäubung nicht zu einer wirklichen Befruchtung führt, sondern daß sie bloß einen Reiz ausübt, welcher die Eier zu parthenogenetischer Entwicklung anregt. FOCKE (1881) nannte eine solche durch Bestäubungsreiz induzierte oder ausgelöste Parthenogenesis *Pseudogamie*. Die zytologische Forschung hat die Berechtigung, oder sagen wir vorläufig die Zulässigkeit, dieser Deutung seitdem völlig sicher nachgewiesen. Sehr wahrscheinlich handelt es sich auch im Falle der Gottesanbeterin *Sphodromantis* — PRZIBRAM selbst befürwortet diese Deutung — um *Pseudogamie*. Bei den einseitigen *Tachea*-bastarden hingegen wird es nach den Entdeckungen von KÜNKEL über Selbstbefruchtung bei Heliciden und den zytologischen Untersuchungen, die BALTZER an von mir gezüchteten Hybriden angestellt hat, immer wahrscheinlicher, daß sie Vorgängen der Selbstbefruchtung ihre Entstehung verdanken. Da ich Selbstbefruchtung sonst als normale Erscheinung bei *Tachea* nicht beobachten konnte, so neige ich zu der Annahme hin, daß sogenannte illegitime, arthybride Paarungen die Vorgänge auszulösen geeignet sind, welche zur Selbstbefruchtung führen können.

XL. Mendels konstante, nicht spaltende Bastarde von *Hieracium*-Arten.

In seiner zweiten Vererbungsschrift „Über einige aus künstlicher Befruchtung gewonnene *Hieracium*bastarde“ (1869) hat MENDEL die vorläufigen Ergebnisse mühevoller Kreuzbefruchtungsversuche mit Formen der bekannten, außerordentlich variablen Kompositengattung *Hieracium* (Habichtskraut) mitgeteilt. Diese Ergebnisse standen, zum Teil wenigstens, in fast direktem Widerspruch zu denen der ersten berühmten Arbeit (1865), mit der er den Mendelismus begründete. Wir wollen gleich den Hauptpunkt, um den es sich handelt, herausheben. Als MENDEL verschiedene Arten von *Hieracium* kreuzte, fand er, daß die aus einer und derselben Kreuzung hervorgehenden Bastarde (die wir heute F_1 -Bastarde nennen), nicht wie wir heute sagen, uniform — MENDEL sagt „identisch“ — waren, sondern mehrgestaltig. Teils stellten sie Mittelbildungen dar, die aber in einzelnen Merkmalen nicht übereinstimmten, teils näherten sie sich stark der einen oder der anderen Stammpflanze. „Die aus Selbstbefruchtung hervorgegangenen Nachkommen der Bastarde nun, berichtet MENDEL, haben bis jetzt nicht variiert, sie stimmen in ihren Merkmalen untereinander und mit der Bastardpflanze, von welcher sie abstammen, überein.“ Also eine multiforme F_1 -Generation und uniforme F_2 -, F_3 - usw. Generationen.

Seit 1903 haben nun namentlich C. H. OSTENFELD, C. RAUNKIAER und O. ROSENBERG die Fortpflanzungsverhältnisse der Hieracien wiederum sorgfältig untersucht, MENDELS Befunde nachgeprüft und bestätigt und neue Vererbungsexperimente angestellt. Diese Untersuchungen lassen MENDELS Befunde in einem ganz neuen, überaus aufklärenden und interessanten Lichte erscheinen. Wir folgen einer neuesten Darstellung von OSTENFELD (1912).

Gewisse Arten des Genus *Hieracium* sind *apogam*, sie pflanzen sich nur *parthenogenetisch* fort, ihre fruchtbaren Samen entwickeln sich stets nur aus unbefruchteten Eizellen, welche die normale, diploide Chromosomenzahl¹⁾, die „doppelte Chromosomengarnitur“ beibehalten haben. „Kastriert“ man Pflanzen solcher Arten, eine Operation, die man leicht und sicher so ausführt, daß man mit einem scharfen Messer den oberen Teil des noch geschlossenen Blütenköpfchens abrasiert, wobei sämtliche Staubbeutel und Narben weggeschnitten werden, so bildet das Köpfchen nachher doch entwicklungsfähige, reife Samen. Mit solchen absolut apogamen Hieracien lassen sich also keine Kreuzungsversuche anstellen. Gewisse Arten der Untergattung *Pilosella* sind hingegen, worauf es uns hier besonders ankommt, nur *partiell apogam*. Ein Teil der Blütchen eines Köpfchens bildet befruchtungsbedürftige Eizellen mit der halben, haploiden Chromosomenzahl (einer einfachen Chromo-

¹⁾ Der unbewanderte Leser mag sich über die Elemente der Befruchtungslehre und die Kunstausdrücke im speziellen Teil dieses Werkes und zwar in jenem Kapitel orientieren, welches von der Chromosomentheorie der Geschlechtsbestimmung handelt.

somengarnitur). Ein anderer Teil bildet apogame Eizellen mit doppelter Chromosomengarnitur, die nicht befruchtet werden können, und welche unbefruchtete Samen liefern. Kastriert man solche Blütenköpfchen, so bildet nur ein Teil der kastrierten Blüten (die apogamen) fruchtbare Samen. Solche partiell apogame Spezies nun lassen sich miteinander kreuzen. Man erhält dann aus den Samen eine Nachkommenschaft, welche besteht erstens aus Pflanzen, welche ganz der Mutter gleichen oder sagen wir besser, aus Pflanzen mit allen Merkmalen der mütterlichen Art. Diese „einseitigen metromorphen Bastarde“ sind nun offenbar gar keine Bastarde, sondern Pflanzen, welche aus den unbefruchteten, diploiden Eiern des Köpfchens hervorgegangen sind und also ganz mit der mütterlichen Art übereinstimmen müssen. Zweitens treten in der Nachkommenschaft selbst wieder multiforme Hybride auf, die offenbar aus den durch artfremden Pollen befruchteten haploiden, befruchtungsbedürftigen Eizellen hervorgehen. Diese Bastardpflanzen sind oft ganz oder teilweise steril. Doch kommt es vor, daß sie ganz oder teilweise fruchtbar sind. Von diesen fruchtbaren Bastarden wurde nun nachgewiesen, daß sie absolut apogam sind, daß sie nur diploide Eizellen bilden. Folglich müssen die aus diesen Eiern hervorgehenden Pflanzen stets mit ihrer mütterlichen Bastardpflanze übereinstimmen, was in der Tat ausnahmslos der Fall ist. Hier haben wir in der Tat konstante Bastarde, aber ihre Konstanz wird auch restlos aus der apogamen Entstehung ihrer Nachkommen erklärt. OSTENFELD hat die absolute Konstanz solcher apogamer *Hieracium*-bastarde durch fünf Generationen hindurch festgestellt. — Ein nicht aufgeklärter Punkt bleibt hier die Multiformität der aus einer und derselben Kreuzung hervorgehenden F_1 -Bastarde.

XLI. Die doppeltreziproken *Oenothera*-bastarde von de Vries.

Die von DE VRIES (1911) ermittelten Vererbungsverhältnisse bei der Bastardierung der beiden *Oenothera*-arten *biennis* (= B) und *muricata* (= M) gehörten zu den rätselhaftesten Erscheinungen auf dem Gebiete der Vererbungslehre. Wie manche andere bei dieser Gattung beobachtete „widerspenstige“ Vorkommnisse schienen sich diese Vererbungsverhältnisse einer Einfügung in den sich sonst so rasch abrundenden Kodex der neuen „Vererbungsgesetze“ in keiner Weise fügen zu wollen. Wir freuen uns, noch in diesem Werke in letzter Stunde mitteilen zu können, daß auch dieser widerstrebende Fall durch die hochwichtige zytologische Untersuchung von GOLDSCHMIDT bezwungen worden ist, die nach vielen Richtungen hin von größter Bedeutung ist und sich namentlich als eine glänzende Bestätigung der Auffassung darstellt, daß die chromatische Substanz die Vererbungssubstanz par excellence ist.

DE VRIES kreuzte *Oenothera biennis* ♀ mit *Oenothera muricata* ♂ und erhielt eine exquisit patrokline, also *muricata*-ähnliche F_1 -Generation. Die reziproke Kreuzung *muricata* ♀ mit *biennis* ♂ hingegen ergab eine sehr stark *biennis*-ähnliche, also wiederum patrokline F_1 -Generation.

Dies wurde im Zusammenhang mit anderen Kreuzungsergebnissen so gedeutet,

daß die männlichen und weiblichen Gameten bei einer und derselben Pflanze Vehikel verschiedener erbeinheitlicher Merkmale bzw. ihrer Gene sind.

DE VRIES züchtete jeden der beiden reziproken Bastarde bei Inzucht weiter und konstatierte, daß sie samenbeständig sind. Also wiederum ein Fall konstanter Artbastarde¹⁾.

Nun führte DE VRIES auch mit den reziproken Bastarden wieder die reziproke Kreuzung aus: doppelt reziproke Kreuzung.

Bei der Kreuzung des Bastardes ($B \text{ ♀} \times M \text{ ♂}$) ♀ , welcher *muricata*-ähnlich ist, mit dem reziproken *biennis*-ähnlichen Bastard ($M \text{ ♀} \times B \text{ ♂}$) ♂ als Pollenpflanze erhielt nun DE VRIES in der Nachkommenschaft ausschließlich reine *biennis*-Pflanzen, man könnte also in diesem Falle fast sagen, hyperpatrokline Nachkommen.

Bei der doppelt reziproken Kreuzung der Bastarde

$$(M \text{ ♀} \times B \text{ ♂}) \text{ ♀} \times (B \text{ ♀} \times M \text{ ♂}) \text{ ♂}$$

Biennis-ähnlich *Muricata*-ähnlich

entstanden dagegen reine *muricata*-Pflanzen.

Die zytologische Untersuchung der Verhältnisse durch GOLDSCHMIDT (1912) ergab nun, daß bei der Befruchtung des Eies von *O. biennis* durch Pollen von *muricata* der weibliche Vorkern, die einfache, haploide, aus sieben Chromosomen zusammengesetzte Chromosomengarnitur des *biennis*-Eies degeneriert und nur der ebenfalls haploide, ebenfalls sieben Chromosomen führende männliche Vorkern, der Pollenkern von *muricata* sich erhält. Wenn also die Chromatinsubstanz wirklich die ausschließliche oder vorwiegende Vererbungssubstanz ist, so kann es ja nicht anders sein, als daß bei Degeneration des weiblichen Vorkerns der sich erhaltende männliche dem sich bildenden Organismus ausschließlich die väterlichen Eigenschaften aufprägt, daß also die Nachkommenschaft ausschließlich und exquisit patroclin wird. — Im Laufe der Entwicklung der F_1 -Pflanzen soll sich die haploide Zahl der ausschließlich väterlichen Chromosomen verdoppeln und in allen Zellen die normale, diploide, somatische Zahl der Chromosomen (ausschließlich väterlicher Herkunft) hergestellt werden.

Bei der reziproken Kreuzung *muricata* ♀ \times *biennis* ♂ verlaufen die zytologischen Vorgänge genau spiegelbildlich. Der weibliche (*muricata*-)Vorkern degeneriert, der sich erhaltende männliche (*biennis*-)Vorkern übernimmt die Regierung und prägt seinem Reiche seinen ausschließlichen Stempel auf.

Aber auch der Verlauf der doppelt reziproken Kreuzung wird nun ohne weiteres in wiederum verblüffend einfacher Weise verständlich. Es genügt, die eine Kreuzung darzustellen, die andere ist ja spiegelbildlich identisch. Bestäuben wir den stark patroclinen, *muricata*-ähnlichen $B \text{ ♀} \times M \text{ ♂}$ -Bastard (sein Plasma ist *biennis*-Plasma, seine Kerne sind Abkömmlinge des Pollenkerns der väterlichen *muricata*-Pflanze) mit dem Pollen des ebenfalls stark patroclinen, *biennis*-

¹⁾ Nach BAUR, welcher von $M \text{ ♀} \times B \text{ ♂}$ -Bastard sehr große F_2 -Populationen gezüchtet hat, ist die Konstanz doch nicht eine vollkommene. Es traten in einzelnen Charakteren, vor allem in der Blütengröße und -form, recht auffällig abweichende Typen auf.

ähnlichen $M \text{ ♀} \times B \text{ ♂}$ -Bastardes (sein Plasma ist *muricata*-Plasma, seine Kerne sind Abkömmlinge des Pollenkerns der väterlichen *biennis*-Pflanze), so gelangt, wenn wiederum der mütterliche Vorkern degeneriert, der väterliche *biennis*-Vorkern zur Herrschaft in einem mütterlichen *biennis*-Protoplasma, und es erscheint uns als ganz selbstverständlich, daß nunmehr ganz reine *biennis*-Pflanzen entstehen.

XLII. Erbliche Assoziation (Korrelation) von Merkmalen.

Die Korrelation ist ein nach vielen Richtungen hin sehr dunkles Gebiet, über das in neuester Zeit besonders JOHANNSEN in seinem schönen Handbuch die eindringlichsten und zugleich sehr besonnene Erörterungen angestellt hat. Wir haben es hier nur mit jener Gruppe morphologischer Korrelationserscheinungen zu tun, die dadurch charakterisiert ist, daß bei einer tierischen oder pflanzlichen Form ein bestimmtes positives oder negatives Merkmal, beziehungsweise dessen Gen A oder a , in seinem Vorkommen an dasjenige eines oder mehrerer anderer wirklich oder scheinbar selbständiger, positiver oder negativer Merkmale B , C usw. oder b , c usw. erblich fest gebunden zu sein scheint. So z. B. die verschiedenen Merkmale, die zusammen eine Art von einer nahe verwandten andern Art unterscheiden. Oder, bei getrennt geschlechtlichen Tieren beispielsweise die feste Verknüpfung zwischen dem Vorkommen einer männlichen Gonade, demjenigen eines männlichen Kopulationsapparates und demjenigen einer besonderen männlichen Haartracht usw. Oder die Erscheinung, daß bei den Hühnerrassen die sogenannte hohe Form des Nasenloches niemals mit einem einfachen Kamm zusammen vorkommt, eine Art negativer Korrelation. Oder die Tatsache, daß eine gewisse Form des Albinismus bei Katzen immer mit Taubheit verbunden ist.

DARWIN hat den Korrelationserscheinungen große Aufmerksamkeit geschenkt. Sie spielen bei ihm eine bedeutende Rolle bei der Frage nach der Entstehung der Arten, indem ihm die Annahme unvermeidlich erscheint, daß die dauernde, sich erblich fixierende Veränderung eines Merkmales dauernde korrelative Veränderungen an anderen Merkmalen nach sich zieht.

Es sind zunächst offenbar zwei von Grund aus verschiedene Erscheinungsgruppen auseinander zu halten, die heute noch vielfach unter dem Namen von Korrelationserscheinungen vermengt werden. Auf der einen Seite die physiologische Korrelation, eine Reaktionserscheinung, auf der anderen Seite die feste, morphologische Korrelation, eine Erblichkeitsercheinung.

Die als physiologische Korrelation bezeichnete Wechselwirkung lebender Gebilde können wir mit ROUX definieren als die ändernde Einwirkung von solchen Gebilden oder von Teilen derselben aufeinander. „Der Wirkungsweise nach ist sie chemisch oder physikalisch, letzteren Falles also mechanisch (durch Druck, Zug, Schub), thermisch, elektrisch, optisch usw. ‚bewirkt‘ oder nur ‚veranlaßt‘; meist letzteres, denn es werden gewöhnlich dabei spezifisch vitale, die Art des Geschehens vorzugsweise bestimmende Reaktionsmechanismen aktiviert, eventuell gehemmt“ (ROUX).

Eine physiologische Korrelationserscheinung ist z. B. die stärkere Entwicklung der einen Niere nach Resektion der anderen, die normale Hypertrophie des einen Ovariums nach erfolgter Exstirpation des andern. Eine Erscheinung der negativen Korrelation ist die Verkleinerung, eventuell die Verkümmern eines Organes in einem kompensiösen Körper, dessen Organisation im Gleichgewicht ist, durch die hypertrophische Ausbildung eines anderen Organs. Das Gegenstück dazu: ein durch stärkere Funktion gekräftigtes und vergrößertes Organ zieht funktionell die Verstärkung und Vergrößerung eines andern Organs nach sich und beide stehen eventuell unter dem modifizierenden Einfluß eines dritten Organs. Ein stark in Anspruch genomener und dadurch gekräftigter Muskel stärkt und verändert die Struktur von Bändern und Knochen. Muskeln, Bänder und Knochen werden durch die zu tragende, sich vermehrende Last des sich vergrößernden Geweibes beeinflußt. Einen korrelativen Einfluß chemisch-morphologischer Natur können z. B. die *Hormone* ausüben. So nennt man mit *STARLING* spezifische Stoffe, welche von inneren Organen, z. B. den Hoden oder Ovarien oder Teilen des Nervensystems, besonders aber den sogenannten Drüsen ohne Ausführungsgang (Schilddrüse, Nebenschilddrüse, Thymus, Nebenniere, Hirnanhang = Hypophysis) in das Blut oder die Lymphe abgesondert werden („innere Sekretion“). Durch die spezifische Wirkung dieser Stoffe kann das Wachstum bestimmter Organe, wie wir das nachher für Geschlechtsorgane sehen werden, gefördert oder gehemmt werden. So hat *STARLING* nachgewiesen, daß das Wachstum der Milchdrüse während der Schwangerschaft durch bestimmte Hormone angeregt und gefördert wird, die vom Embryo abgesondert durch die Placenta in den mütterlichen Kreislauf gelangen.

Die Manifestationen der physiologischen Korrelation sind nicht erblicher Natur. Sie gehören in das Gebiet der Lehre von den Modifikationen.

Und nun die feste, erblich fixierte, morphologische Korrelation. Sie deckt sich vielfach mit der sogenannten korrelativen Variabilität. Der springende Punkt ist dabei das wirklich oder scheinbar konstante, erbliche Zusammenvorkommen von Merkmalen (oder von Anlagen, Genen solcher Merkmale), die sonst wohl auch, bei anderen Sippen, in anderer Kombination vorkommen, und deren fester Zusammenhang uns verwunderlich erscheinen könnte. Es handelt sich also nicht um Reaktionserscheinungen, sondern um kongenitale, ererbte Formen der genotypischen Konstitution. Es wäre zweckmäßig, hierfür die Bezeichnung Korrelation ganz fallen zu lassen, und ich möchte vorschlagen, von fester Assoziation zu sprechen.

Wir haben es in dem vorliegenden Werke vorwiegend mit den Erscheinungen der Assoziation zu tun. Aber zur sicheren Beurteilung der Verhältnisse ist die scharfe Unterscheidung von physiologischer Korrelation und erblicher Assoziation ebenso wichtig und unerläßlich, wie die Unterscheidung von Modifikation und Variation. Die Vererbung „überliefert“ die gegebenen Assoziationen, mit denen die oft auch durch äußere Bedingungen beeinflusste Korrelation operiert und auffällige Erscheinungen hervorruft.

Die bekanntesten Fälle wirklich oder scheinbar fester Assoziationen sind, wie schon angedeutet, 1. eine bestimmte konstante Kombination von Merkmalen bei den Arten und geographischen Varietäten der Organismen und 2. der scheinbar so außerordentlich feste Zusammenhang von primären, sekundären und tertiären Sexualmerkmalen.

Es ist nun zunächst hervorzuheben, daß homologe oder identische Merkmale, die immer nur gleichzeitig an verschiedenen Körperstellen, Organen usw. vorkommen, gar nicht auf getrennten Anlagen zu beruhen brauchen. Ein und dasselbe Gen mag sich an den verschiedensten Orten im Körper manifestieren. Ein Gen für schwarze Farbe mag sich in der Haut der Schnauze, in Haaren auf den Ohren und am Schwanz offenbaren. Über den inneren Mechanismus solcher Vorgänge wissen wir freilich nichts. Jedenfalls handelt es sich hier wahrscheinlich nicht um Faktorenassoziation.

Eines der auffälligsten und überraschendsten Resultate der experimentellen Erbllichkeitsforschung ist nun das, daß die Wahrscheinlichkeit des Vorkommens genotypisch fester Assoziationen immer mehr beschränkt worden ist. Mit Recht sagte JOHANNSEN, daß die Kreuzung sich als das Mittel erwiesen hat, Korrelationen zu brechen, sagen wir als ein bei fortgesetztem, zielbewußtem Experimentieren fast unfehlbares Mittel, scheinbar noch so fest erblich miteinander verbundene Merkmale, bzw. ihre Gene, zu trennen und eventuell neu zu kombinieren. Dies haben alle MENDELFORSCHER bestätigt, mit besonderem Nachdruck DAVENPORT (1906) bei seinen ausgedehnten Versuchen mit Hühnerassen, bei denen er auf eine sehr große Anzahl verschiedener Merkmale sorgfältig geachtet hat: Form, Färbung und Zeichnung der Federn an den verschiedenen Körperteilen, Form des Kammes, der Nasenlöcher, Form und Farbe der Lappen, Gehirnhernie, Überzehe, Hautfarbe, Fußfarbe, Irisfarbe, Fußgefieder usw. usw. DAVENPORT sagt: „Von der ganzen Liste deutlicher äußerer Merkmale, welche den Regeln alternativer Vererbung folgen, sind kaum zwei zu finden, die immer zusammen bleiben.“ Die spezifischen Charaktere einer Art gelten als korrelativ besonders fest verbunden. Aber hier handelt es sich schließlich, so könnte man einwenden, nur um Merkmale von Rassenangehörigen, die sich fruchtbar miteinander kreuzen lassen. Dieser scheinbare Einwand enthält aber in Wirklichkeit die Erklärung. Ganz gewiß ist die Assoziation der Merkmale, bzw. ihrer mutmaßlichen Gene, bei den Arten nur eine scheinbar feste. Sie muß uns als eine feste erscheinen, weil hier das sichere Mittel, die Assoziation zu brechen, die Kreuzung, nicht oder meist doch nur in ungenügendem Maße durchführbar ist, wegen der geringeren oder größeren oder vollkommenen Unfruchtbarkeit von Artkreuzungen. Da, wo die Hybridationsanalyse auch für Artmerkmale in größerem Maßstabe durchgeführt werden konnte (vgl. Art. XXXIV u. XXXV), hat sich ihre Kraft, scheinbar noch so feste spezifische Assoziationen von Merkmalen zu brechen, glänzend bewährt.

Und nun die feste Assoziation der Sexualcharaktere, die Hochburg der festen morphologischen Korrelation. In der ersten Auflage dieses orientierenden Referates konnte ich noch schreiben: „Es ist meines Wissens bisher nicht gelungen,

auf dem Wege der Kreuzung die feste Korrelation zwischen primären und sekundären Geschlechtsmerkmalen deutlich zu brechen.“ — Dieser Assoziationsbruch ist aber nun inzwischen wirklich gelungen und zwar vermittelt eines „Laboratoriumsversuches“, den ich so nenne, weil er sich zu jeder Zeit wiederholen läßt. BRAKE und GOLDSCHMIDT kreuzten den bekanntlich sexuell stark dimorphen Schwammspinner *Lymantria dispar* mit seiner ebenfalls stark dimorphen geographischen Varietät *japonica*. Bei der Kreuzung von *dispar* ♀ mit *japonica* ♂ entstehen in gewohnter Weise männliche und weibliche Bastarde in ungefähr gleicher Zahl. Die Männchen sind normal intermediär. Die weiblichen Hybriden hingegen (mit rein weiblichen Gonaden) zeigen in ihren sekundären Geschlechtsmerkmalen eine mehr oder minder männliche Beschaffenheit, sind gynandromorph. „Die sämtlichen sekundären Geschlechtscharaktere schwanken bei den verschiedenen Bastardweibchen von einem nahezu rein männlichen bis zu einem überwiegend weiblichen Zustand mit merkwürdiger Mischung und häufiger Mosaikausbildung der Charaktere.“ Im speziellen Teile findet der Leser eine ausführliche Darstellung dieser hochwichtigen Versuche.

Differentiae sexuales.

Terminologie SCHULZE und POLL	Organe, Merkmale	A. BRANDT, LAU- RENT-KURELLA	HUNTER-DARWIN
1. Essentiales sive germinales . . .	Geschlechtsdrüsen (Gonaden)	Primäre	Primäre
2. Accidentales			
a) Genitales subsidiariae			
a) Internae	Leitungswege (Go- nodukte) und ak- zessorische Drüsen usw.	Sekundäre	
β) Externae	Kopulations- und Brutpflegeeinrich- tungen		
b) Extragenitales			Sekundäre
a) Internae	Stimmorgane, psy- chische Unter- schiede u. dgl.	Tertiäre	
β) Externae	Unterschiede der Körperbedeckung, Bewaffnung, Fär- bung usw.		

Bevor wir nun weiter über außerordentlich bedeutsame Versuche berichten, welche sich auf die Frage der erblichen Assoziation der primären, sekundären und eventuell tertiären Geschlechtsmerkmale beziehen, wollen wir einiges über die Terminologie vorausschicken. Mit Recht hat man (vgl. hierüber KAMMERER 1912, S. 2—6) die übliche Einteilung in primäre, sekundäre und tertiäre beanstandet, weil sie einen nicht als richtig nachgewiesenen „doppelten Nebensinn mit hinein trägt, der auch tatsächlich beabsichtigt war: nämlich den, daß die sekundären

von den primären, die tertiären von den sekundären durch formative Reize geschaffen werden, und daß demzufolge zwischen den drei Stufen auch eine zeitliche Verschiedenheit des Auftretens besteht.“ Um das unsrige zur Verbreitung an KAMMERER eine vergleichende Übersicht der Nomenklatur, wobei wir die von F. E. SCHULZE und POLL (siehe POLL 1909) empfehlen.

Wir wollen nun zunächst einen instruktiven Fall von Beziehungen zwischen essentiellen (primären) und extragenitalen (tertiären) Geschlechtsmerkmalen anführen, welcher kreuzungsanalytisch, freilich nicht abschließend, untersucht worden ist, und bei welchem man leicht einen möglichen Zusammenhang zwischen Korrelation und Assoziation demonstrieren kann. Es handelt sich um folgenden von T. B. WOOD (1905) angestellten Vererbungsversuch mit Schaffrassen.

WOOD kreuzte die in England als „Dorset Horned“ bezeichnete Schaffrasse, die in beiden Geschlechtern gehörnt ist, mit der „Suffolk“-Rasse, die in beiden Geschlechtern hornlos ist. Die F_1 -Heterozygotengeneration zeigte nun die eigentümliche Korrelationserscheinung, daß die hybriden Böcke gehörnt, die weiblichen Hybriden aber ungehörnt sind. In der F_2 -Generation geht aber die Korrelation zum Teil wieder in die Brüche. Es treten vier Typen auf, gehörnte und hornlose Männchen und gehörnte und hornlose Weibchen. Das Zahlenverhältnis ist wahrscheinlich — der Zuchtversuch ist nicht umfassend genug angestellt worden, um das sicher zu entscheiden — ein typisch MENDELSCHES: es kommen drei hornlose Weibchen auf ein hornloses Männchen und drei gehörnte Widder auf ein gehörntes Mutterschaf, wobei die hornlosen Männchen und die gehörnten Weibchen Homozygoten sind.

Wir wollen zunächst den Versuchsverlauf in der gewohnten Weise mit der Methode des vorhandenen und fehlenden Faktors darstellen, unter der Annahme, daß von jedem Genotypus Männchen und Weibchen in gleicher Zahl gebildet werden.

Legende der Symbole: A sei das Gen für die Hörnerbildung, a das Fehlen desselben.

P_1 - Kreuzung: Dorset-Horned \times Suffolk

Gameten: AA aa
 A a

F_1 - Generation: $50\% Aa \text{ ♂}$ \times $50\% Aa \text{ ♀}$

Phänotypische Erscheinung: gehörnt hornlos

Gameten: A a \times A a

F_2 - Generation: AA $+ 2 Aa$ $+ aa$
 $1 AA \text{ ♂} + 1 AA \text{ ♀}$ $(2 Aa \text{ ♂} + 2 Aa \text{ ♀})$ $1 aa \text{ ♂} + 1 aa \text{ ♀}$

Phänotypen: gehörnt gehörnt gehörnt hornlos hornlos hornlos

Somit auf vier Widder drei gehörnte und ein hornloser und auf vier Lämmer drei hornlose und ein gehörntes.

Es zeigt sich also, daß, wenn der positive Faktor *A* homozygotisch vorhanden ist (*AA*), das Schaf in beiden Geschlechtern gehört ist, und daß, wenn er homozygotisch fehlt (*aa*), das Schaf in beiden Geschlechtern hornlos ist. Kommt der Faktor hingegen heterozygotisch vor, so entscheidet das Geschlecht; das männliche Geschlecht wird dann gehört, das weibliche hornlos. Diese Erscheinung ließe sich so deuten, daß im männlichen Geschlecht, vielleicht vom Hoden, ein Hormon abgeschieden wird, welches die Hornbildung fördert. Das unpaare Gen *A* des heterozygotischen Zustandes gelangt nicht zur Entfaltung, reicht zur Hörnerbildung nicht aus. Es muß entweder homozygotisch (doppelt) vorkommen oder dann durch ein Hormon aktiviert werden. Wir hätten also hier eine Kombination von mendelnder Vererbung von Anlagen mit physiologischer Korrelation vor uns. Von einer fixen, erblich konstanten Assoziation aber wäre keine Rede. Tatsächlich hat auch hier die Kreuzung die Assoziation gebrochen.

Wir kommen nun zur Darlegung der wichtigsten modernen Gonadentransplantationsversuche, soweit dieselben sich auf unser Problem beziehen, auf das sie so überraschend viel Licht geworfen haben.

OUDEMANS (1899), KELLOGG (1904) und besonders MEISENHEIMER (1908) kastrierten sexuell dimorphe Schmetterlinge auf Raupenstadien, auf denen die

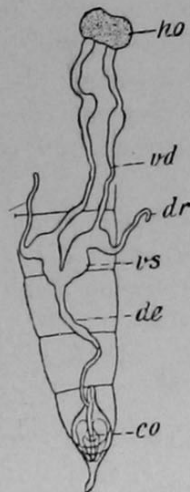


Fig. 41.

Männlicher Geschlechtsapparat eines normalen Männchens von *Lymantria dispar*. Vergr. 5 : 1. *co* Kopulationsorgane, *de* Ductus ejaculatorius, *dr* Nebendrüse, *ho* Hoden, *vd* Vas deferens = Samenleiter, *vs* Samenblasen.

Nach MEISENHEIMER 1909.

späteren akzidentiellen Sexualmerkmale noch ganz undifferenziert sind, mit dem Resultate, daß ursprüngliches Männchen Männchen, ursprüngliches Weibchen Weibchen blieb. Extirpierte MEISENHEIMER sowohl die Anlagen der Keimdrüsen als die der Leitungswege und des Kopulationsapparates, so entwickelten sich aus den männlichen bzw. weiblichen Larven typische männliche bzw. weibliche Schmetterlinge, trotzdem die inneren Geschlechtsorgane „auf ein fast absolutes Minimum“ reduziert waren. MEISENHEIMER gelang es nun noch auf einem anderen experimentellen Wege wichtige Aufschlüsse über die Korrelation zwischen primären essentiellen und sekundären akzidentiellen Sexualmerkmalen zu erhalten, auf dem Wege nämlich der Gonadentransplantation (Fig. 41—43). Diese Operation wurde auf frühen Larvenstadien (zwischen der zweiten und vierten Häutung) ausgeführt und gelang durchaus, „insofern eine transplantierte Hodenanlage sich im weiblichen Körper zu einem voll ausgebildeten, von reifen Spermatozoen strotzend gefüllten Hoden entwickelte“, eine transplantierte Ovarialanlage sich im männlichen Körper zu einem ganz normalen, typischen Ovarium mit Nähr- und Eizellen ausbildete (Fig. 43). Es wurde nun zunächst

festgestellt, daß, wenn die Anlage der Leitungswege und des Kopulationsapparates nicht exstirpiert worden war, diese im Körper der Männchen mit den fremden transplantierten Ovarien sich zu einem durchaus normalen männlichen Apparat entwickelte. Aber auch die äußeren extragenitalen Geschlechtsmerkmale blieben ebenso vollständig unberührt, wie bei der Kastration. Die ursprünglichen Männchen beispielsweise blieben in ihrem Kleid typische Männchen, obwohl ihr Leib zuweilen strotzend von Eiern erfüllt war.

Es geht aus diesen Versuchen hervor, daß die sekundären akzidentiellen Geschlechtsmerkmale bei den Schmetterlingen schon auf den frühesten, für das Experiment in Betracht kommenden Larvenstadien fest determiniert sind. Ihre Qualität (ob männlich oder weiblich) läßt sich in keiner Weise mehr durch die Qualität (ob männlich oder weiblich) der sich entwickelnden Gonaden beeinflussen. Wenn eine solche Beeinflussung epigam überhaupt stattfinden sollte,

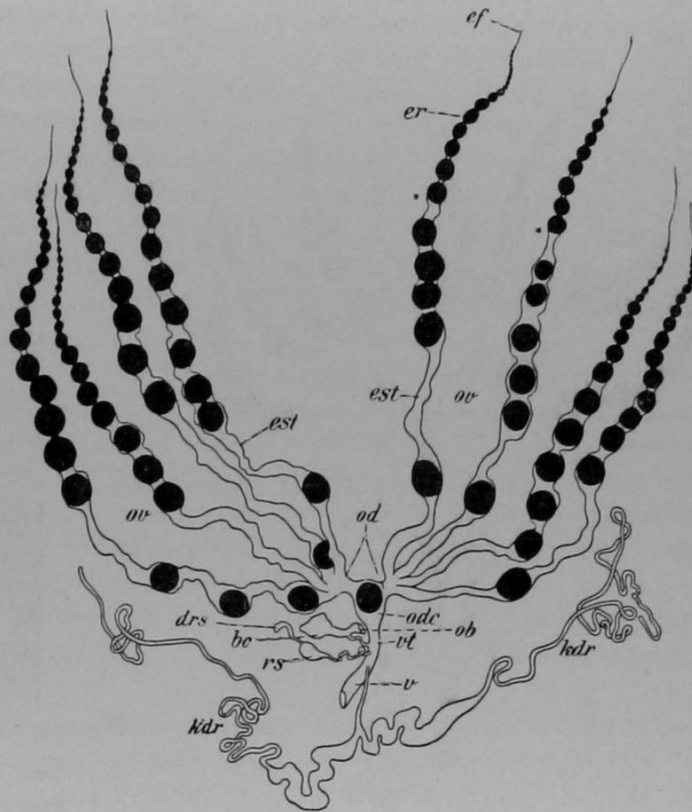


Fig. 42.

Normaler weiblicher Geschlechtsapparat von *Lymantria dispar*. Herauspräpariert und auseinandergelegt. Vergr. 4 : 1. *bc* Bursa copulatrix, *drs* Drüsen Schlauch des Receptaculum seminis, *ef* Endfaden, *er* Eiröhre, *est* Eiröhrenstiel der Ovarialröhren, *kdr* Kittdrüsen, *ob* Ostium bursae, *od* paarige Ovidukte, *odc* unpaarer Ovidukt, *ov* Ovarien, *rs* Receptaculum seminis, *v* Vagina, *vt* Vestibulum.

Nach MEISENHEIMER. 1909.

hauptsächlich stattfinden sollte, etwa durch „innere Sekretion“, so müßte sie sich auf den allerfrühesten Larvenstadien oder zur Zeit der Embryonalentwicklung, wo der Keim noch in der Eihülle eingeschlossen ist, betätigen. Da nun diese Stadien dem Experimente bis jetzt nicht zugänglich waren, so hat MEISENHEIMER auf andere Weise versucht zu bestimmen, ob die Qualität der Gonadenanlage bestimmend einwirkt, wenn ihr Gelegenheit geboten wird, allerjüngste Anlagen sekundärer (akzidentieller) Sexualmerkmale zu beeinflussen. Solche Merkmale sind beispielsweise sehr deutlich an den Flügeln der Versuchsschmetterlinge (*Ocneria* [*Lymantria*] *dispar*) ausgeprägt, gehören also in die Kategorie der Differentiae

extragenitales externa (Fig. 45, 1 und 2). Es wurde nun zunächst konstatiert, daß, wenn man die Flügelanlagen (die sogenannten Imaginalscheiben) bei der Raupe — die Operation wurde zwischen der dritten und vierten Häutung vorgenommen — exstirpiert, dieselben in den meisten Fällen sich wieder regenerieren. Die aus den regenerierten Flügelanlagen sich entwickelnden Flügel sind meist, aber in sehr verschiedenem Grade, kleiner als die normalen Flügel, stellen aber g a n z e Flügel im verkleinerten Formate dar. Bei einer Serie von Experimenten

wurde so verfahren, daß an 31 Raupen beiderlei Geschlechts bloß Flügelanlagen entfernt wurden, 41 Raupen wurden außerdem noch kastriert, und bei 44 weiteren männlichen Raupen

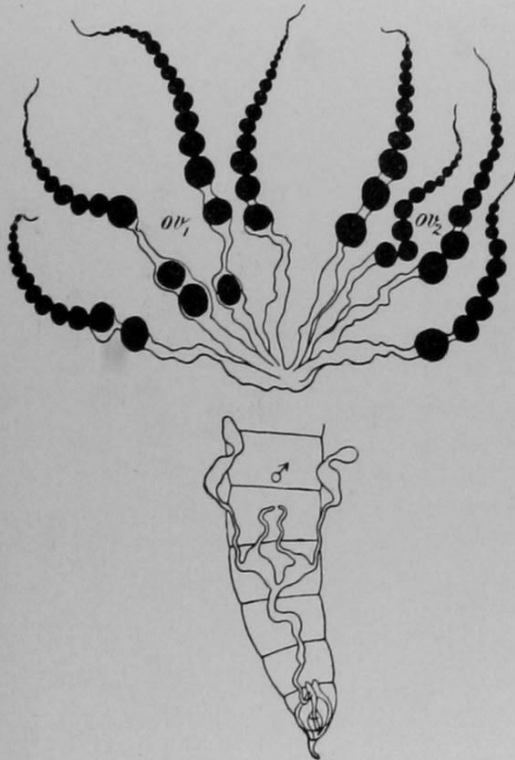


Fig. 43.

Innere Zwitterorganisation eines kastrierten männlichen Falters von *Lymantria dispar*, mit transplantierten Ovarien *ov*₁ und *ov*₂, die sich stattlich entwickelt haben. Vergr. 5 : 1.

Nach MEISENHEIMER 1909.

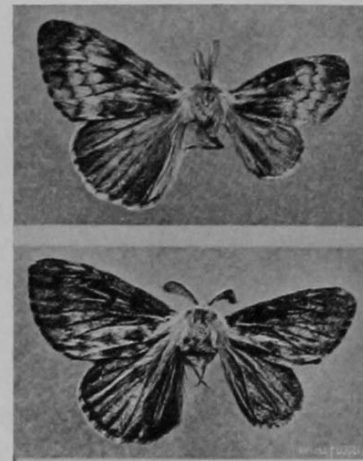


Fig. 44.

Zwei kastrierte männliche Falter mit eingepflanzten Ovarien, die sich stark entwickelt hatten. Die rechtsseitigen Flügelanlagen wurden bei der Raupe nach der dritten Häutung exstirpiert. Aus ihren Regeneraten haben sich wieder normale männliche Flügel entwickelt. Natürliche Größe.

Nach MEISENHEIMER 1909.

wurden Flügelanlagen entfernt, und zugleich durch Transplantation die Hodenanlagen durch Ovarialanlagen ersetzt. Es zeigte sich nicht die geringste Beeinflussung der Flügel. Die Flügelregenerate entwickelten sich durchaus in Übereinstimmung mit dem entsprechenden ursprünglichen Geschlecht (Fig. 44), ob-
schon sie von einem völlig neu aufgebauten Entwicklungszentrum ihren Ursprung nahmen. Diese Versuche sprechen — wenn sie auch nicht abschließend entscheiden — nicht zugunsten der Annahme, daß die Qualität der akzidentiellen Geschlechtsmerkmale während der ontogenetischen Entwicklung, also epigam, durch das

Geschlecht der Gonade bestimmt wird. Sie machen es wahrscheinlich, daß die Kontrolle der richtigen Kombination der primären und sekundären Geschlechtsmerkmale schon pro- und syngam erfolgt, und wir erinnern uns, daß auch die Versuche über die Bestimmung des Geschlechtes zu demselben Resultate führten.

Gleichzeitig mit MEISENHEIMER hat STEFAN KOPEĆ im Laboratorium von T. GARBOWSKI in Krakau ebenfalls sehr sorgfältige und umfassende experimentelle Untersuchungen über ungefähr das gleiche Thema und auch mit Schmetterlingen angestellt und 1911 in einer ausführlichen Abhandlung veröffentlicht. KOPEĆ hat die Untersuchungen sehr bedeutend variiert und ausgedehnt. Er hat die Kastrationsversuche an noch jüngerem Material von *Lym. dispar* wiederholt und sie auf eine ganze Reihe anderer Arten nicht nur von Spinnern, sondern auch von Tagfaltern ausgedehnt. Auch die Transplantationsversuche dehnte er aus auf noch andere Arten von *Lymantria*. Er nahm ferner Gonadentransplantationen von einer Art auf andere Arten vor, führte Bluttransfusionen aus, usw. Seine Ergebnisse und diejenigen MEISENHEIMERS haben sich gegenseitig bestätigt und ergänzt.

Von den besonderen Ergebnissen, zu denen KOPEĆ gelangte, wollen wir die folgenden hervorheben.

Mit den larvalen Hoden und den larvalen Ovarien im Zusammenhang wurden auch geringfügige Fragmente der zugehörigen Gonodukte in den Körper der entgegengesetzt geschlechtlichen Raupen transplantiert. Diese geringfügigen Zellmassen regenerierten ganz normale eigengeschlechtliche Gonodukte (Calix des Samenleiters, Ovidukt).

Die in Raupen einer anderen Art transplantierten Gonaden sind stets einer Degeneration unterworfen, und ihre degenerierten Reste werden ganz oder fast ganz resorbiert.

Die Kastration sowohl von Spinner- als auch von Tagfalterraupen nach der vorletzten oder sogar gleich nach der ersten Häutung alteriert weder die dimorphe Größe der Raupen und Puppen, noch die dimorphe Gestalt und Größe der Fühler, Flügel und Abdomina des ausgeschlüpften Falters, ja nicht einmal die Färbung und Zeichnung seiner Flügel in irgendeiner Weise. Ebenso wenig verursacht eine Implantation von Gonaden derselben Art, jedoch verschiedenen Geschlechts, irgendwelche Veränderungen an der Imago, wenn mehrere Geschlechtsdrüsen bereits von frühen Raupenstadien sowohl in das Abdomen als auch in den Thorax desselben Exemplars transplantiert worden sind (Fig. 45, 3, 4, 5). KOPEĆ betont, daß dieses Resultat um so entschiedener für die Unabhängigkeit der Ausbildung sekundärer Geschlechtsmerkmale von der Anwesenheit der Gonaden spricht, als die Gametogenese in den resezierten, eventuell transplantierten jungen Gonaden der Raupen der verschiedenen untersuchten Schmetterlingsarten noch wenig weit vorgerückt war und in keinem Falle zur Bildung reifer Eier und Spermien geführt hatte. Auch die Implantation gleichgeschlechtlicher Gonaden in nicht kastrierte Exemplare, sowie die Transfusion andersgeschlechtlichen oder spezifisch verschiedenen Blutes

bzw. Keimplasmas (zu Brei zerriebener Gonaden) blieben ohne Wirkung auf den Dimorphismus der Raupen, Puppen und ausgeschlüpften Falter. Es scheint also, daß bei den Schmetterlingen seitens der Gonaden entweder keine Sekretion spezifischer Stoffe in das Blut stattfindet, oder, wenn es dennoch der Fall sein sollte, daß die ausgeschiedene Substanz keinen bestimmenden Einfluß auf die Bildung der akzidentiellen Geschlechts-

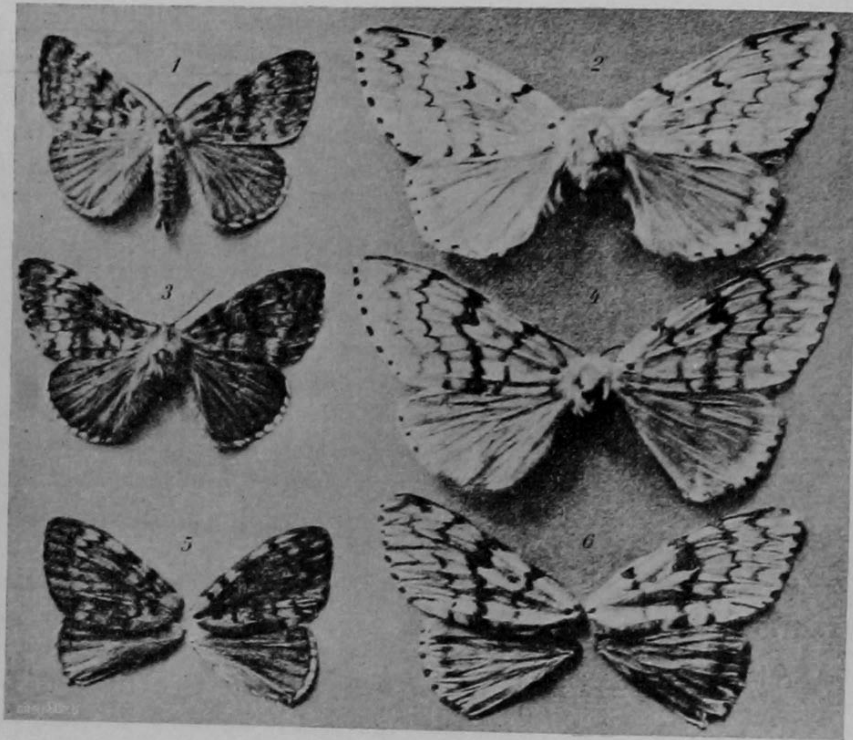


Fig. 45.

Lymantria dispar L. 1. Normales Männchen. Durchschnittliche Färbung. 2. Normales Weibchen. Durchschnittliche Färbung. 3. Kastriertes Männchen mit drei nach der ersten Raupenhäutung implantierten, im Abdomen entwickelten Ovarien. 4. Kastriertes Weibchen mit zwei nach der ersten und drei nach der dritten Raupenhäutung implantierten Hoden. 5. Flügel eines männlichen Kastraten mit drei nach der ersten Raupenhäutung in das Abdomen und zwei nach der zweiten in den Thorax implantierten Ovarien. 6. Flügel eines weiblichen Kastraten mit drei nach der ersten Raupenhäutung in das Abdomen und zwei nach der zweiten in den Thorax implantierten Testikeln. Natürliche GröÙe. Nach KOPEĆ (1911).

merkmale der Imago haben kann. Auch die Geschlechtsinstinkte zeigten bei den Faltern, die im Raupenstadium kastriert worden waren oder in die KOPEĆ auf frühen Raupenstadien Gonaden, Blut oder Keimplasma des anderen Geschlechts transplantiert hatte, nicht die geringsten Veränderungen.

Nach alledem hält KOPEĆ die Unabhängigkeit der Ausbildung der akzidentiellen Merkmale bei den Lepidopteren für erwiesen. Er glaubt, daß diese Unabhängigkeit bei allen Arthropoden bestehe, und er spricht die Vermutung aus, daß,

wenn das Geschlecht schon im befruchteten Ei bestimmt ist, dann wohl nicht nur die primären, essentiellen Geschlechtscharaktere bestimmt sind, sondern auch die sekundären oder akzidentiellen. Beide aber seien, wie aus den Versuchen hervorgehe, in ihrer weiteren Entwicklung voneinander vollkommen unabhängig.

Zu gleichen Ergebnissen gelangte J. REGEN bei seinen Kastrationsexperimenten an Insekten mit allmählicher Verwandlung. Als Untersuchungsobjekt diente ihm die Feldgrille, *Gryllus campestris* L.

Sowohl MEISENHEIMER als KOPEĆ diskutieren eingehend, an Hand des in der Literatur bekannt gewordenen Beobachtungsmaterials, die korrelativen bzw. assoziativen Beziehungen zwischen essentiellen (primären) und akzidentiellen (sekundären) Geschlechtscharakteren bei den Wirbeltieren. Beide betonen, MEISENHEIMER mehr, KOPEĆ weniger, den Gegensatz zwischen Arthropoden und Wirbeltieren. Auch bei den Wirbeltieren scheinen indessen nach KOPEĆ die akzidentiellen Merkmale in ihrer Entwicklung von den Gonaden bis zu einem gewissen Grade unabhängig zu sein. MEISENHEIMER spricht von einem auffälligen Gegensatz, indem bei den Gliedertieren eine völlige Selbständigkeit beider Organkomplexe nachgewiesen sei, bei den Wirbeltieren dagegen ganz im Gegenteil ein nicht zu bezweifelndes Abhängigkeitsverhältnis bestehe. Dabei suchte MEISENHEIMER die Ansicht zu begründen, „daß es sich bei den Wirbeltieren gleichfalls nicht um einen spezifischen Einfluß der Geschlechtsdrüsen auf die sekundären (akzidentiellen) Sexualcharaktere handle, daß

vielmehr die vorliegenden Tatsachen eine völlig ausreichende Erklärung durch die Annahme eines ganz allgemeinen Einflusses der Geschlechtsdrüsen auf den gesamten Stoffumsatz des Körpers finden.“ Um womöglich diese wichtige Frage zu entscheiden, betrat MEISENHEIMER neuerdings den Weg des Experimentes. Er arbeitete an Fröschen und benützte als auffälliges sekundäres Sexualmerkmal die Daumenschwiele des männlichen Frosches, eine *Differentia sexualis accidentalis extragenitalis externa*. Dieses Gebilde hebt sich in Gestalt dunkelpigmentierter, mit Epithelhöckern besetzter und mit mächtigen Drüsen ausgestatteter Felder auf den Gliedern des „Daumens“ (— dieser entspricht in Wirklichkeit dem zweiten Finger einer fünffingrigen Hand —) scharf

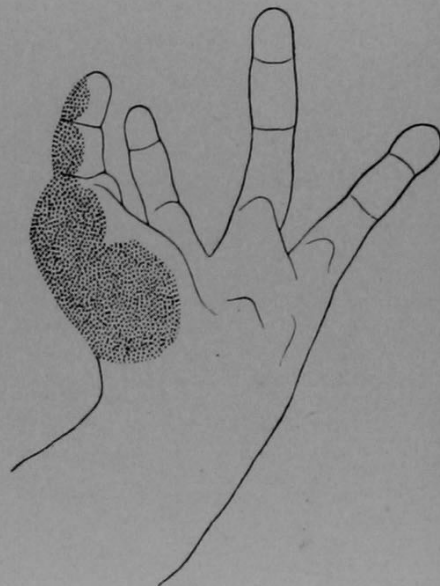


Fig. 46.

Hand eines normalen männlichen Frosches, der Ende Oktober getötet wurde. Von der Volarfläche.

Nach MEISENHEIMER 1912.

umgrenzt ab. Die Daumenschwiele bildet sich im Frühjahr nach der Brunst stark zurück, tritt aber Ende Juli schon wieder hervor und erreicht dann während des Winters den höchsten Grad ihrer Ausbildung (Fig. 46).

Die erste Versuchsetappe bildete nun die Kastration. MEISENHEIMER kastrierte im Herbst und Winter 1909 eine größere Anzahl männlicher Frösche auf beiden Seiten. Diese Kastraten wurden nahezu ein Jahr ohne weiteren Eingriff bei guter Ernährung gehalten. Die Wirkung der Operation bestand, in voller Übereinstimmung mit den Ergebnissen entsprechender Versuche von NUSSBAUM (1909), HARMS (1909) und MEYNS (1910), in einer nahe-

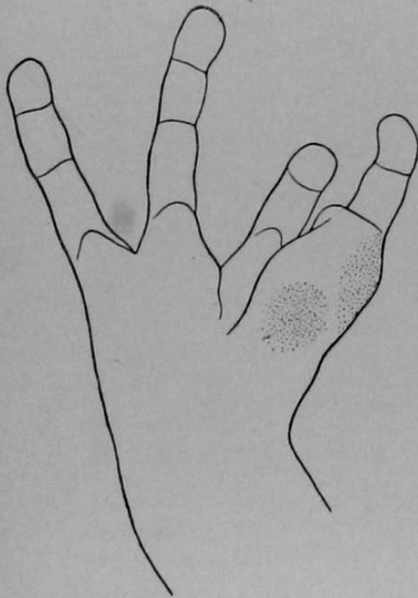


Fig. 47.

Hand eines kastrierten männlichen Frosches.
Von der Volarfläche. Nach MEISENHEIMER
1912.

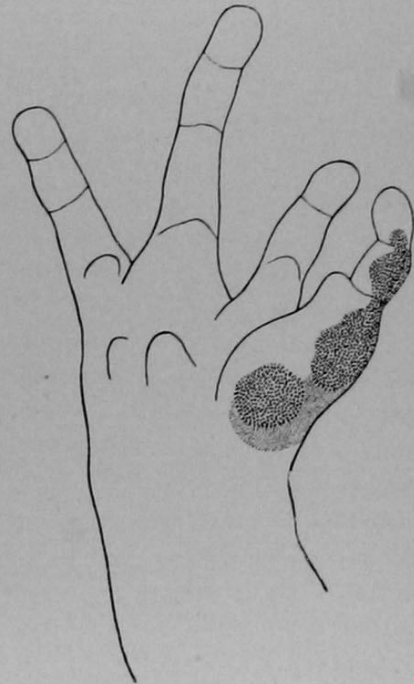


Fig. 48.

Hand eines mit Hodensubstanz behan-
delten kastrierten männlichen Frosches.
Nach MEISENHEIMER 1912.

zu völligen Reduktion der Daumenschwiele (Fig. 47). Die charakteristische Auftreibung des Daumens war kaum mehr angedeutet.

In einer zweiten Reihe von Versuchen wurden kastrierten Froschmännchen der ersten Serie Hodenstücke frisch gefangener Frösche in die subkutanen Lymphräume eingefügt und zwar wiederholt in Zwischenräumen von 8 und 14 Tagen, im August und September 1910. Ein Frosch überlebte die wiederholten Operationen. Er wurde am 21. Oktober 1910 getötet und zeigte die in Fig. 48 dargestellten Verhältnisse des Daumens, die einer fast vollständigen Wiederherstellung des für die Jahreszeit charakteristischen Ausbildungsgrades der Dau-

menschwiele gleichkommen. Ziemliche Übereinstimmung mit den Ergebnissen ähnlicher Versuche der schon genannten Autoren.

In einer dritten Versuchsreihe nun wurde den kastrierten Froschmännchen nach dem gleichen Verfahren Ovarialsubstanz in die subkutanen Lymphräume eingepflanzt. Das Ergebnis war, wie bei Hodenimplantation, eine sehr bedeutende Wiederherstellung der Daumenschwiele, doch in etwas schwächerem Grade (Fig. 49). Eine Wiederholung der Versuche ergab die nämlichen Resultate, welche auch durch die mikroskopische Untersuchung der Daumenschwiele bestätigt wurden.

Die Tragweite dieser Untersuchungsergebnisse springt in die Augen. Bei kastrierten Fröschen vermag Ovarialsubstanz männliche Sexualcharaktere in ihrer Entwicklung anzuregen. „Ganz im Gegensatz,“ sagt MEISENHEIMER, „zu der allgemein verbreiteten Ansicht einer spezifischen Abhängigkeit der sekundären Sexualcharaktere von ihrer zugehörigen Geschlechtsdrüse, nach welcher man natürlich von der eingefügten Ovarialsubstanz keine Stärkung, sondern eine noch weitere Schwächung und Unterdrückung der Merkmale des entgegengesetzten Geschlechts hätte erwarten müssen.“ Für die eingangs erwähnte Fragestellung bilden die Versuche eine Antwort im positiven Sinne. An der Hand weiterer Beispiele, die sich auf die Natur der in ihrer Entwicklung von der Gegenwart der Gonadensubstanz abhängigen Sexualcharaktere beziehen (Geweihe der Hirsche, Kämme der Hähne im Gegensatz zu den Sporen, Rückenkamm der männlichen Tritonen im Gegensatz zu anderen sekundären Sexualmerkmalen), zeigt MEISENHEIMER, daß die beeinflussbaren sekundären Geschlechtscharaktere stets periodisch sich entfaltende Brunstorgane sind. Es gebe also zwei Gruppen solcher Merkmale: die eine ist völlig unabhängig von der Gegenwart der Geschlechtsdrüsen, die zweite, ausgezeichnet durch ein periodisches An- und Abschwellen, sind darin an die Geschlechtsdrüsen gebunden. Diese zweite Kategorie scheint den Arthropoden, auch denjenigen, die sich in ihrem Leben mehrmals fortpflanzen, zu fehlen. „Aber insofern verhalten sich beide Tierklassen,“ — dies wiederholt MEISENHEIMER, — „gleich, als es sich nach den bisherigen Erfahrungen in keinem Fall notwendig dabei um eine Abhängigkeit des Geschlechtsapparats und -habitus

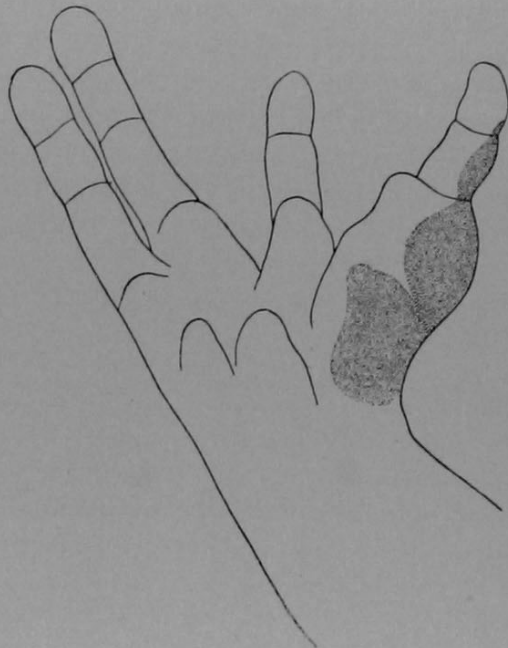


Fig. 49.

Hand eines mit Ovarialsubstanz behandelten kastrierten männlichen Frosches.

Nach MEISENHEIMER 1912.

von den zugehörigen spezifischen Geschlechtsdrüsen zu handeln braucht.“

Zu den nämlichen Resultaten, die wir im Vorstehenden über die Beeinflussung eines subsidiären Geschlechtsorgans (der Daumenschwiele) des Frosches mitgeteilt haben, gelangte E. STEINACH (1910) auch mit Bezug auf einen bekannten Geschlechtstrieb desselben Tieres. Es handelt sich um den Umklammerungsreflex oder -krampf der Froschmännchen. Die Froschmännchen umklammern krampfhaft während der Brunstperiode alles, was ihnen zwischen die Vorderfüße gerät, was mit der Brusthaut, namentlich aber, was mit der empfindlichsten Stelle, der Daumenschwiele, in Berührung kommt: ihre Weibchen, Fische, treibende Holzstücke, den Finger des Experimentators. Zunächst zeigte nun STEINACH durch zahlreiche Versuche, daß der Umklammerungstrieb nach vollständiger Kastration außerordentlich zurückgeht, jedoch nicht ganz verschwindet, sondern, wenn auch sehr stark abgeschwächt, jeweilen zur Brunstzeit wieder auftritt.

Nun ruft auch hier Injektion von Hodensubstanz in den Rückenlymphsack kastrierter Frösche (in 88% der Fälle) den Umklammerungstrieb wieder hervor. Die Auslösbarkeit des Reflexes hält 3 bis 4 Tage an und klingt nach und nach wieder bis zum gänzlichen Erlöschen ab. Durch eine zweite Injektion wird die Erscheinung von neuem und zwar meist in der gleichen Intensität wachgerufen. Bei Wiederholung der Injektion in Intervallen von ca. 10 Tagen, eine längere Periode hindurch, läßt sich die Brunsterscheinung dauernd aufrecht erhalten. In bezug auf die Einwirkung von artgleichem und artfremdem Hodensekret besteht nach STEINACH kein prinzipieller, sondern bloß ein gradueller Unterschied. „Am kräftigsten greift das Sekret an von reflexzeigenden, bzw. brünstigen Männchen bei artgleichen Kastraten.“ STEINACH hat aber in der Mehrzahl der Fälle auch durch Sekret von brünstigen *Rana fusca*-Männchen Umklammerung bei *R. esculenta*-Kastraten erzielt. Sodann ergaben STEINACHS Experimente, daß Injektion von Hoden potenter Männchen bei impotenten Froschmännchen die Neigung zur Umklammerung in noch höherem Grade hervorruft als bei den Kastraten. (Unter mehreren Hunderten im Freien gesammelter *Rana fusca*-Männchen von gleichem Aussehen und aus gleichen Fundorten fand STEINACH stets 4–8% Impotente.) In einer weiteren Serie von Experimenten stellte STEINACH sodann fest, daß Injektion von Substanz des Zentralnervensystems (Hirn und Rückenmark) brünstiger Männchen bei Kastraten einen starken Umklammerungstrieb hervorruft, nicht aber die Injektion von Kastratennervensubstanz und Implantation von weiblichem Mark. Schließlich fand er, daß auch Ovarialsubstanz den Umklammerungstrieb zu erzeugen vermag, aber in geringerem Grade und nicht so regelmäßig, wie Hodensaftinjektion. Hinsichtlich der Wirkungsweise der Kastration und der Substanzübertragungen hatte sich STEINACH die Frage vorgelegt: „Kann man unter Ausschaltung nervöser Einflüsse seitens der Keimdrüsen eine rein chemische Wirkung des inneren

Sekretes auf das Zentralorgan nachweisen?“ Auf Grund seiner Versuchsergebnisse gelangt er zu folgender Beantwortung der Frage: „Bei der Entwicklung des mächtigen Umklammerungstriebes der Frösche spielen nervöse Impulse seitens der Geschlechtsdrüsen keine Rolle; maßgebend ist die chemische Wirkung eines spezifischen, vor der Brunst im Hoden produzierten Sekretes auf das Zentralorgan. Die Wirkung ist eine elektive. Das Sekret greift die den Reflex beherrschenden Hemmungszentren an, schwächt oder vernichtet den Hemmungstonus und schafft auf diese Weise die Disposition zur Umklammerung.“

Von großer Bedeutung für unser Problem sind schließlich die neuesten experimentellen Untersuchungen von STEINACH (1910, 1911, 1912) mit Säugetieren (Ratten).

STEINACH stellte zunächst die Folgen einer frühzeitigen kompletten Kastration von Rattenmännchen fest, welche durch die nachfolgende Gegenüberstellung des Aussehens der somatischen akzidentiellen Merkmale bei erwachsenen Frühkastrierten einerseits und gleichaltrigen normalen Männchen andererseits sehr schön demonstriert wird.

Erwachsene frühkastrierte
Rattenmännchen.

Samenblasen sind Miniaturgebilde,
4—5 mm lang, leer, schlaff.

Prostata makroskopisch nicht unterscheidbar.

Penis kurz, dünn. An der Spitze tritt der Penisknorpel frei zutage. Eine Eichel ist nicht angesetzt. Schwellkörper nicht entwickelt.

Zur Pubertätszeit nur ein schwacher heterosexueller Geschlechtstrieb vorhanden. Es fehlt die Erektionsfähigkeit und es kommt nicht zu einer Begattung.

Gleichaltrige normale
Männchen.

Samenblasen mächtige Organe, ca. 40 mm lang, strotzend mit Sekret gefüllt.

Prostata eine große, lappige, sekretreiche Drüse.

Penis lang, dick, leicht vorstülpbar. Penisknorpel vollkommen unwachsen vom kräftigen Schwellkörper, der mit seinem abgestutzten Ende eine Art Eichel bildet.

Geschlechtslust zur Pubertätszeit sehr groß. Stürmisches Verlangen und Jagen nach dem brünstigen Weibchen. Ungestüme und maßlose Wiederholung des Aktes.

Es gelang nun STEINACH, mittels eines neuen Verfahrens resezierte, infantile Rattenhoden im Körper von frühkastrierten Männchen zum Anheilen und Wachsen zu bringen und lebensfähig zu erhalten. STEINACH operierte 12 Serien von im ganzen 46 Tieren im Alter von 3—6 Wochen. 2 von diesen 46 Tieren gingen durch zufällige Ursachen ein. Stets wurden beide Hoden transplantiert und an die Innenfläche der seitlichen Bauchmuskulatur versetzt.

Die Wirkung der erfolgreichen Hodentransplantation auf frühkastrierte Männchen charakterisiert STEINACH wie folgt: „Die Tiere haben sich zu voller Männlichkeit entwickelt und verhalten sich wie normale Männchen. Die Samenblasen und Prostata

sind vollkommen ausgebildet und mit ihren Sekreten erfüllt. Der Penis ist normal gestaltet und ausgewachsen. Libido und potentia coeundi et ejaculandi (— das Ejakulat besteht indes nur aus Prostatasaft und dem Samenblasensekret —) sind zum richtigen Termin erwacht und bestehen in ganzer Kraft fort.“ Bei 27 Tieren sind beide Hoden von normaler Form, wenn auch etwas kleiner als normal. Bei 9 Tieren sind die Hoden teils geschrumpft, teils rudimentär. Die sekundären Organe sind zum Teil etwas reduziert. Bei 8 Tieren endlich sind nur mehr Rudimente vorhanden. Die sekundären Geschlechtsmerkmale sind nicht gewachsen, auch der Penis nicht. Potenz hat sich nicht entwickelt. Für die Entscheidung der strittigen Frage, aus welchem Gewebe des Hodens das Hormon, das wirksame innere Sekret stammt, welches die sekundären, akzidentiellen Geschlechtsmerkmale zur Entfaltung bringt, ist das Resultat der mikroskopischen Untersuchung der transplantierten Hoden vollbrünstiger Frühkastraten wichtig. Sie ergab, daß das essentielle Gonadengewebe, das die Spermien liefernde spermatogene Gewebe nicht zur Entwicklung gekommen ist. Es ist die Zwischensubstanz, welche das innersekretorische Gewebe darstellt, dessen Sekret das zentrale Nervensystem erotisiert und durch diese Erotisierung (diese ist sicher ein komplexer Vorgang) die Ausbildung der vollen „Männlichkeit“ zuwege bringt.

Und nun schritt E. STEINACH zu jenen Versuchen der Umstimmung des Geschlechtscharakters bei Säugetieren durch Austausch der Pubertätsdrüsen, welche in neuester Zeit soviel Aufsehen erregt haben. Das Resultat dieser Versuche scheint zu denjenigen der analogen Versuche bei Schmetterlingen und Fröschen, über die wir berichtet haben, im Gegensatz zu stehen, indem sich eine spezifische, homosexuelle Wirkung herausstellte. STEINACH gelang es zum erstenmal, Ovarial-Implantationen bei frühkastrierten Säugermännchen (Ratten und Meerschweinchen) mit dauerndem Erfolg auszuführen. In etwa 45% der Versuche heilten die implantierten Ovarien an, wuchsen und reiften. Im Gegensatz zu den transplantierten Hoden erhält sich in diesen Ovarien auch das gametogene Gewebe. Dagegen reagierte die Zwischensubstanz, das interstitielle Gewebe, welches den Gonaden auch den Charakter von Pubertätsdrüsen aufprägt, in beiden Fällen übereinstimmend mit einer starken Wucherung. Die implantierten Ovarien haben keinen fördernden Einfluß auf die Entfaltung der männlichen sekundären Geschlechtsmerkmale (Samenblasen, Prostata, Penis). Diese verharren in ihrem unentwickelten Zustande. Andererseits läßt sich nachweisen, daß die weibliche Pubertätsdrüse einen hemmenden Einfluß auf die Ausbildung der männlichen akzidentiellen Merkmale geltend macht. Der Penis, der bei einem Frühkastraten noch etwa 3 mm aus der Vorhaut vorgestreckt werden kann, sistiert bei einem Kastraten mit implantierten Ovarien sein Wachstum früher; er erscheint zu einer Clitoris reduziert. Wenn mit dem

Ovarium zugleich Ovidukt und Uterus verpflanzt werden, so wachsen diese Organe im männlichen Kastraten heran und nehmen die typische Beschaffenheit und Form an, und zwar auch in Fällen, wo lediglich das interstitielle Gewebe und kein entwickeltes generatives Gewebe (weder Follikel noch Corpus luteum) erhalten ist. Dieser Befund, sagt STEINACH, stempelt das interstitielle Gewebe zur weiblichen Pubertätsdrüse.

Der Einfluß des implantierten Ovariums erstreckt sich aber auch auf, wie STEINACH sich ausdrückt, indifferente, männliche Anlagen. Brustwarze, Warzenhof und Brustdrüse entwickeln sich in beschleunigtem Tempo zu „wohl ausgebildeten weiblichen Organen.“ „Form und Größe des ganzen Mamma-Apparates und der histologische Aufbau der Brustdrüse entsprechen mindestens dem Reifezustande, wie er sich bei ausgewachsenen jungfräulichen Weibchen findet.“ „Einige Zeit nach der Implantation der Ovarien schwindet die Tendenz des starken männlichen Wachstums und es tritt die Tendenz des schwächeren weiblichen Wachstums in die Erscheinung. Der Unterschied des Körpergewichtes zwischen den Implantationstieren und den Kontrolltieren (normale oder kastrierte Männchen aus demselben Wurf) wird von Woche zu Woche größer und übersteigt sogar die durchschnittliche Differenz zwischen erwachsenen normalen Männchen und Weibchen.“ Vergleichende Messungen verschiedener Dimensionen (insbesondere am Knochensystem) zeigen, daß die kastrierten Männchen mit implantierten Ovarien die Dimensionen und Formen von Weibchen annehmen. Es entsteht unter dem Einflusse der weiblichen Pubertätsdrüsen das feine, weiche weibliche Haarkleid und das charakteristische weibliche Fettlager in der Uterusgegend. Bleibt der Transplantationsversuch erfolglos, so treten alle diese Erscheinungen nicht ein. An den „feminierten“ Männchen läßt sich zur Pubertätszeit keine Spur eines männlichen Geschlechtstriebes erkennen, dagegen zeigen sich objektive Zeichen einer feministischen Umstimmung in Form von echt weiblichen Reflexen (Hochhalten des Schwanzes während der geschlechtlichen Nachstellungen der brünstigen Männchen, Abwehrreflexe nichtbrünstiger Weibchen gegen das Bespringen) „und in der unverkennbaren Wirkung auf den Geschlechtstrieb normaler Männchen, welche die feminierten Männchen als Weibchen agnoszieren“.

Aus dem ganzen Komplex von Versuchsergebnissen schließt STEINACH, daß die Wirkung des Sekretes der weiblichen Pubertätsdrüse eine spezifisch feminisierende ist und daß zweitens weder die somatischen noch die psychischen sekundären Geschlechtsmerkmale in ihrer Richtung fixiert sind; sie sind wandelbar und stehen unter der Herrschaft der Pubertätsdrüsen¹⁾.

¹⁾ In einer Kritik der STEINACHschen Interpretation sagt KAMMERER (1912, S. 165), die Versuche dieses Autors scheinen darzutun, daß bei der Ratte das Ovar auf die weiblichen, der Hoden auf die männlichen Organe stärker wirkt. Der Ausfall der reziproken Versuche, Maskulinisierung von Weibchen durch Einpflanzung von Hoden, bleibe abzuwarten. Die von STEINACH herange-

Diese Schlußfolgerungen, namentlich die zweite, sind nun doch zum mindesten zu weitgehend. Nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse aller einschlagenden Faktoren wird man vielmehr geneigt sein, die Versuchsergebnisse, deren große Bedeutung nicht in Frage gestellt werden soll, so zu deuten, daß zwar, wie für die primären, essentiellen Geschlechtscharaktere, so auch für die sekundären oder akzidentiellen bestimmte, fixe Anlagen (Gene) oder Gruppen solcher vorhanden sind, doch eben so, daß bei den in Frage stehenden Organismen die Gene für die männlichen und diejenigen für die weiblichen essentiellen und akzidentiellen Merkmale gleichzeitig vorkommen, bei dem einen Geschlecht homozygotisch, bei dem anderen heterozygotisch. Die Entscheidung über das Geschlecht der sekundären Merkmale erfolgt bei den Säugetieren durch die Hormone der primären Geschlechtsdrüsen, welche die eigengeschlechtlichen Gene direkt oder indirekt aktivieren und ihre Entwicklung fördern, während sie die Entfaltung fremdgeschlechtlicher hemmen.

Wenn wir am Schlusse dieses Paragraphen resumieren sollen, so wird das so geschehen müssen, daß offenbar auch in den beiden Hauptgruppen von Erscheinungen, bei denen eine genotypisch fixe Assoziation von Merkmalen sicher zu bestehen scheint, eine solche in Wirklichkeit nicht besteht. Die Merkmale einer Art scheinen nur deshalb fest verassoziiert, weil die Unfruchtbarkeit von Artkreuzungen gewöhnlich „den Bruch der Korrelation“ verhindert. Die Geschlechtsmerkmale aller Kategorien sind zweifellos genotypisch festgelegt. Sie beruhen auf der Anwesenheit besonderer Gene. Die Gene für männliche und diejenigen für weibliche Geschlechtsmerkmale kommen gleichzeitig in jedem Individuum vor, homozygotisch oder heterozygotisch. Die Potenz der Faktoren für die sekundären Merkmale mag in ähnlicher Weise bestimmt und in ähnlicher Weise beeinflussbar sein, wie etwa nach den GOLDSCHMIDTSchen Ideengängen die der primären. Von fixen Assoziationen wird auch hier prinzipiell nicht die Rede sein können. Die Entscheidung über die definitive Gestaltung wird in gewissen Fällen durch das Wechselspiel einer pro- und syngam festgelegten Kombination von Geschlechtsgenen mit physiologischer Korrelation (Einwirkung der Hormone von Geschlechtsdrüsen) erfolgen, wie überhaupt jede organische Bildung das Produkt organischer Variation (beruhend auf einer bestimmten, beim Befruchtungsakt festgelegten Kombination von Genen) und organischer Modifikationen (als Folgen der Einwirkung veränderter Umweltbedingungen) ist. Beide können gemeinsam einen hohen Grad von Stabilität erlangen, der feste Assoziationen vortäuscht. Die einzigen festen Assoziationen, die wahrscheinlich vorkommen, sind dadurch bedingt, daß Gene für verschiedene Merkmale in einem und demselben autonomen, individualisierten Vererbungsvehikel, in einem und demselben Chromosomenindividuum vorkommen. Diese Assoziation spielt wahrscheinlich nicht nur bei der geschlechtsbegrenzten Ver-

zogenen Charaktere seien lauter Quantitätsmerkmale: größere Brustdrüse, feineres Fell, kleinere Dimensionen, zarterer Knochenbau usw. Und die „weiblichen“ Reflexe psychischer Natur (Schwanzreflex, Abwehrreflex) kommen in geringerem Grade auch bei normalen Männchen und bei Kastraten vor.

erbung die Hauptrolle, sondern wird auch vielfach bei dem Zusammenhang von essentiellen und akzidentiellen Geschlechtsmerkmalen und der verschiedenen akzidentiellen Merkmale untereinander von Bedeutung sein.

Man darf wohl sagen, daß jetzt unter den mit den Verhältnissen genau bekannten Biologen Übereinstimmung darüber herrscht, daß sich die Geschlechtsmerkmale, mögen sie essentieller oder akzidenteller Natur sein, keineswegs irgendwie prinzipiell von Sippencharakteren (Art-, Varietäts- usw. Merkmalen) unterscheiden, auch in ihren Erblichkeitsverhältnissen nicht. Und wenn im Mittelalter heftig darüber gestritten wurde, ob die Frauen Menschen seien, so wird man heute, wo wieder einmal die Wissenschaft einen Gipfel erklommen hat, sagen, das männliche und das weibliche Geschlecht sind Varietäten einer und derselben Spezies *Homo sapiens*(?).

In den nächstfolgenden drei Artikeln wollen wir Probleme besprechen, welche zwar direkt mit der Vererbung nichts zu tun haben, wohl aber indirekt, indem sie namentlich zu der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften in näherer oder entfernterer Beziehung stehen. Sie werden mit einiger Ausführlichkeit behandelt, namentlich soweit sie botanischer Natur sind, weil wir später keine Gelegenheit mehr haben werden, auf sie zurückzukommen. Vielfach spielt bei diesen Fragen der Aberglaube oder zum mindesten Unwissenschaftlichkeit die größte Rolle.

XLIII. Gegenseitige Beeinflussung von Pfropf- bzw. Transplantations-symbionten. Pfropfbastarde. Pflanzliche Chimären.

Mit der experimentellen Herstellung der letztgenannten Bildungen schien sich der experimentellen Vererbungsforschung ein neues Gebiet zu eröffnen, das von weittragender und einschneidender Bedeutung zu werden versprach. An Pfropfbastarde haben namentlich Gärtner und Pflanzenzüchter schon lange geglaubt, während die exakte botanische Forschung zu immer größerer Skepsis führte, so daß sich schließlich die Überzeugung befestigte, „daß alle Versuche, Pfropfbastarde zu erzeugen, auf dem Wege der direkten Beeinflussung des Reises durch die Unterlage oder umgekehrt, derart, daß dabei der eine Komponent den andern seine spezifischen Eigenschaften merkbar und dauernd mit zur Schau zu tragen zwingt, aussichtslos erscheinen mußten“. Es leuchtet ein, daß eine solche Beeinflussung eine Erscheinung wäre, welche mit der Vererbung somatogener Merkmale, der erblichen Übertragung neuer Eigenschaften vom Soma auf die Geschlechtszellen, eine weit- und tiefgehende Übereinstimmung zeigen würde. Es hat sich aber, wie wir darlegen werden, herausgestellt, daß für die Annahme der Vererbung somatogener Eigenschaften ganz sichere experimentelle Beweise, bei denen man sich völlig beruhigen könnte, doch wohl noch fehlen.

In einer sehr verdienstvollen Schrift hat kürzlich HANS WINKLER (1912) alles zusammengestellt und kritisch gesichtet, was einigermaßen Zuverlässiges

über die unmittelbare gegenseitige Beeinflussung pflanzlicher Pfropfsymbionten bekannt geworden ist. Auf zoologischem Gebiete verdanken wir E. KORSCHOLT (1907 und 1908) und T. H. MORGAN (1909. Exper. Zool.) erschöpfende Zusammenfassungen der Beobachtungen und Experimente über die gegenseitige Beeinflussung der Komponenten bei Transplantation. Da die in Frage stehenden Forschungsgebiete unser spezielles Thema, die experimentelle Vererbungslehre auf dem Gebiete der Zoologie, nur indirekt berühren, so müssen wir uns damit begnügen, für alles Nähere auf diese Schriften zu verweisen und nur die Resultate mitzuteilen, zu denen diese in jeder Beziehung sachverständigen und urteilsfähigen Forscher gelangt sind.

Es ist zunächst sachlich durchaus geboten, sich immer vor Augen zu halten, daß das ganze uralte Veredelungsverfahren der Gärtner und Pflanzenzüchter, das eine so ungeheuer große, volkswirtschaftliche Rolle spielt, auf der Annahme beruht, die bei den Züchtern fast so sicher feststeht, wie Sonnenauf- und -niedergang, daß das Edelreis in seinen wesentlichen Merkmalen von der Unterlage, der Stammpflanze, **nicht** beeinflusst wird. Ebenso sicher aber ist es, daß gewisse Beeinflussungen tatsächlich vorkommen. Die Frage ist nur, ob sie morphologischer, ob sie spezifischer, ob sie erblicher Natur sind, ob der gegenseitige Einfluß die genotypische Beschaffenheit der Pfropfsymbionten ändert. Ein ernährungsphysiologischer Einfluß äußert sich beispielsweise so, daß das Pfropfreis auf einer kräftigen, starkwüchsigen, spätblühenden und spätruchtenden, dickstämmigen Grundlage selbst in der Richtung dieser Merkmale, auf schwächerer, frühblühender und -fruchtender Stammpflanze nach der entgegengesetzten Richtung beeinflusst wird. Läßt man aber einen Zweig eines üppiggestalteten und einen Zweig eines schwächlichen Edelreises, die in entgegengesetzter Richtung beeinflusst wurden, sich nebeneinander in derselben Erde und unter identischen anderweitigen Umweltbedingungen bewurzeln, so bekommen die beiden Setzlinge übereinstimmenden Wuchs. Zieht man aus ihren Samen Nachkommenschaft, so fällt diese in gleicher Lebenslage genau so aus, wie die Pflanzen aus Samen der Stammpflanze, welcher das Edelreis zum Zwecke der Pfropfung entnommen worden war.

Ein anderes Beispiel: MEYER und SCHMIDT (1910) und JAVILLIER (1910) haben nachgewiesen, daß Alkaloide aus dem einen Pfropfsymbionten in den anderen übertreten können, allerdings in sehr geringer Menge. Sie sind freilich auch nur in nächster Nähe der Pfropfstelle nachweisbar. So wurde bei Pfropfung von *Nicotiana Tabacum* auf die nikotinfreie Kartoffel *Solanum tuberosum* in der letzteren eine geringe Menge Nikotin dicht unterhalb der Pfropfstelle festgestellt. Es steht aber ganz außer jedem Zweifel, daß Ableger einer solchen leicht nikotinierten Kartoffel oder gar Sämlinge nicht die allergeringste Spur von Nikotin aufweisen werden. Ganz anders wäre der Fall, wenn die Beeinflussung der Kartoffel durch das Tabakreis eine derartige wäre, daß nun die Kartoffel selbst Nikotin zu produzieren beginnen, und daß diese Fähigkeit eine erbliche Errungenschaft darstellen würde.

Eine morphologische Beeinflussung einfacher Art wäre es beispielsweise, wenn ein Pfropfreis eines zygomorphen Löwenmauls auf eine pelorische Stammpflanze verpfropft, nachher pelorische Blüten hervorbringen würde. Aber von irgend etwas Derartigem hat man auch noch nie irgend etwas Glaubwürdiges erfahren.

Demonstrativ wäre es auch, wenn etwa eine Wunderblume der voll rotblühenden Sippe auf eine weißblühende als Unterlage verpflanzt, nachher rosarot blühen würde. Man könnte dann auf den Gedanken kommen, daß auf diesem Wege ein echter Pfropfbastard erzeugt worden sei. Auch nach einer solchen Richtung fehlt es durchaus an irgendwie vertrauenswürdigen Feststellungen.

HANS WINKLER faßt in einem zusammenfassenden Rückblick auf die von ihm so gründlich und allseitig erörterte Frage nach der unmittelbaren gegenseitigen Beeinflussung der Pfropfsymbionten das Gesamtergebn in der Feststellung zusammen,

„daß bisher kein einziger Fall bekannt geworden ist, der es bewiese oder auch nur wahrscheinlich mache, daß bei der Pfropfsymbiose der eine Partner in seinen spezifischen Eigenschaften durch den Einfluß des anderen selbst oder in seiner Nachkommenschaft auch nur im geringsten verändert wird. Und es muß als sehr wahrscheinlich angesehen werden, daß eine solche direkte spezifische Beeinflussung durch die Pfropfung überhaupt nicht erzielbar ist.“ . . . Auch die nachfolgenden Sätze verdienen besonders hervorgehoben zu werden: „Der tiefere Grund dafür liegt offenbar darin, daß sich die genotypische Grundlage der Organismen, die spezifische Struktur ihres Protoplasmas, den äußeren Faktoren gegenüber — jedenfalls denen gegenüber, die bei der Pfropfung in Betracht kommen — als eine Einheit von außerordentlich festem, unerschütterlichem Gefüge darstellt. Insbesondere erweisen sich die Ernährungsverhältnisse im weitesten Sinne als machtlos, diese Grundlage irgendwie zu verändern. Anorganische und organische Substanzen irgendwelcher Art mögen in die wachsenden Zellen eindringen in beliebiger Menge und darin verweilen für beliebig lange Zeit: sie werden die spezifische Struktur entweder gänzlich vernichten oder sie derart beeinflussen, daß die betroffenen Organismen für die Dauer ihrer Einwirkung Zwangsformen annehmen, wie sie etwa in den Chrom-Formen der Lupine oder den Gallen gegeben sind, — eine dauernde Verschiebung aber werden sie in ihr nicht hervorbringen können.“

EDOUARD GRIFFON (1911), von der „École nationale d'Agriculture“ von Grignon (Seine-et-Oise), welcher mit den in Frage stehenden Problemen und Methoden genau und vielseitig vertraut ist, kommt nach langjährigen Beobachtungen und Experimenten über Pfropfbbeeinflussung zu dem Resultate,

daß alle seine Erfahrungen an Obstbäumen, der Weinrebe, Solaneen, Kompositen, Cruciferen, Leguminosen, an Pflanzen mit farbigen oder panachierten Blättern usw., insofern die klassische, auf jahrhundertelanger Erfahrung beruhende Ansicht bestätigten, als, abgesehen von den Chimaeren, das Pfropfen keinen direkten, spezifisch-modifizierenden Einfluß auf die Pflanzen ausübt, etwa derart, daß eine charakteristische Veränderung der Art- und Rassenmerkmale zu konstatieren wäre. Die spärlichen Veränderungen, welche beobachtet werden konnten, bedürfen zu ihrer Erklärung keineswegs der Annahme einer Pfropfbastardierung.

E. KORSCHOLT (1908), der auch durch eigene Transplantationsversuche an Regenwurmarten und -gattungen wertvolle Erfahrungen gesammelt hat, die durchaus gegen eine Beeinflussung der spezifischen Charaktere sprechen, äußert sich am Ende seines kritischen Referates über den Stand der Frage, in welchem er 1. die Änderungen der Morphologie und Struktur, 2. die Polaritätsänderungen,

3. die Beeinflussung der Geschlechtsmerkmale und 4. diejenige der spezifischen Charaktere behandelt, in sehr vorsichtiger Weise folgendermaßen:

„Gewisse Beeinflussungen der transplantierten Körperteile können in jeder der besprochenen Kategorien festgestellt werden, auch fehlt es an solchen der Unterlage durch das aufgepfropfte Stück nicht. Doch sind diese Beeinflussungen, abgesehen von den auf die individuelle Preisgebung und Ausschaltung der aufgepflanzten Stücke hinzielenden morphologisch-strukturellen Umänderungen, im ganzen nicht sehr erheblicher Natur. Vielmehr herrscht bei den aufgepflanzten Teilen durchaus die Tendenz vor, ihren Charakter beizubehalten und sich nicht von der Unterlage beeinflussen zu lassen, wie auch für die letztere im allgemeinen und sogar noch in ausgesprochenerem Maße dasselbe gilt.“

Der hervorragende amerikanische Zoologe T. H. MORGAN, welcher auf dem Gebiete der Regenerations- und Transplantationsversuche sehr viel geforscht hat, sagt am Schlusse des den Pfropfungsversuchen gewidmeten Kapitels seiner vortrefflichen „Experimentellen Zoologie“ (1909):

„Alles zusammengekommen ist es augenscheinlich, daß gepfropfte Stücke verschiedener Spezies keinen gegenseitigen Einfluß aufeinander ausüben, von der Art wenigstens, durch die die Spezies charakterisiert wird. In dieser Beziehung sind die Resultate ganz verschieden von den Wirkungen der Kreuzbefruchtung; der Unterschied ist wahrscheinlich in der tatsächlichen Vereinigung der Charaktere beider Eltern in derselben Zelle bei der Kreuzbefruchtung zu suchen und im Fehlen solch einer nahen Verschmelzung bei der Pfropfung. Mit anderen Worten, bei den Pfropfverbindungen behalten die Zellen ihren spezifischen Charakter, und obwohl Zellen verschiedener Spezies nebeneinander leben und einen Teil eines neuen Individuums bilden können, so haben sie doch keinen Einfluß spezifischer Natur aufeinander.“

Wir können unsererseits unsere aus dem Studium der Literatur gewonnene Überzeugung so äußern: Es liegt bis heutigen Tages kein einziger stichhaltiger Grund für die Annahme einer gegenseitigen oder auch nur einseitigen morphologischen und noch weniger einer erblichen Beeinflussung von Pfropf- oder Transplantationssymbionten vor¹⁾. Eine Vererbungs- theorie braucht mit einer solchen Annahme nicht zu rechnen. Eine Vererbungs- theorie hingegen, welche eine solche Annahme zur notwendigen Voraussetzung hätte, müßte heutzutage rundweg abgelehnt werden.

Wenn nun auch die Frage nach einer dauernden, morphologischen, gegenseitigen Beeinflussung von Pfropfsymbionten im Sinne einer Pfropfbastardierung als im negativen Sinne entschieden betrachtet werden darf, so gibt es doch „Pfropfbastarde“ anderer Natur. Es sind die Chimären, nach einer von WINKLER eingeführten, jetzt allgemein akzeptierten Bezeichnung²⁾. Um echte, den geschlechtlich durch die Vereinigung sippenfremder Gameten entstehenden Bastarden vergleichbare Bildungen handelt es sich aber, wenigstens vorläufig, nicht. Die Chimären stellen eben auch eine Art von Pfropfsymbionten dar, die dadurch entstehen, daß (WINKLER) an der Verwachsungsstelle von Reis und Unterlage Zellen

¹⁾ Auf die Resultate des kombinierten Verfahrens der Gonadentransplantation und der Kreuzungsversuche kommen wir an anderer Stelle eingehend zu sprechen.

²⁾ Chimära, Chimaira, in der griechischen Mythologie ein fabelhaftes Tier, dessen Körper aus Teilen verschiedener Tiergattungen zusammengesetzt, z. B. vorn Löwe, in der Mitte Ziege, hinten Drache war.

zur Bildung eines Adventivsprosses zusammentreten, von denen die einen vom ersteren, die anderen von der letzteren stammen. Der aus der Knospe sich entwickelnde Sproß wächst dabei wie ein normales Gebilde einheitlich weiter. Sind nun auch diese Chimären für die Vererbungslehre nicht von direkter Bedeutung, so ist dafür ihre indirekte Bedeutung um so größer, weshalb wir uns etwas näher mit ihnen beschäftigen müssen.

HANS WINKLER war zur Überzeugung gekommen, daß die einzige möglicherweise Erfolg versprechende Methode, experimentell Pfropfbastarde zu erzeugen, die sei, aus dem Verwachsungsgewebe zwischen Pfröplling (Edelreis) u. Stamm-pflanze Adventiv-sprosse hervorzulocken. Unter Adventivknospen verstehen die Botaniker solche, die an anderen als den normalen, dazu vorbestimmten Stellen (letztere sind in erster Linie die Blattachseln), entstehen; beispielsweise an alten Stämmen, an Wurzeln (Wurzelbrut) oder an, wie man sagt, „lebendiggebärenden“ Blättern. Traumatismen, Verwundungen des Pflanzenkörpers (z. B. Beschneiden) regen mächtig zur Bildung von Adventivknospen an.

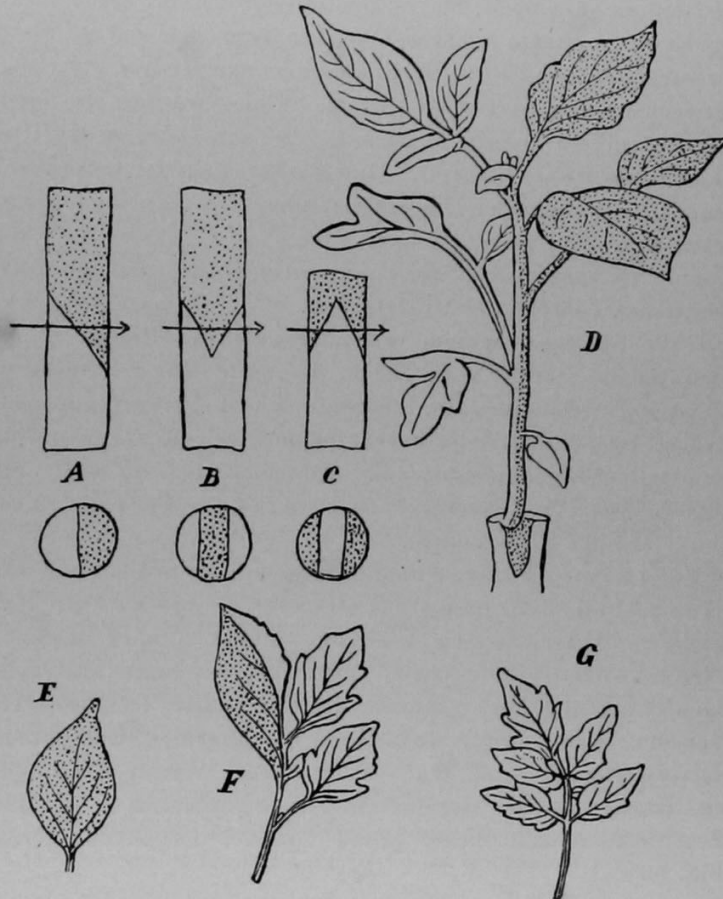


Fig. 50.

A, B, C Schematische Darstellung verschiedener Arten der Pfropfung mit den zugehörigen Querschnitten der Pfropfstellen in der Richtung der Pfeile. Punktiert das Reis, unpunktiert die Stamm-pflanze. A Kopulation, B Keilpfropfung, C Sattelpfropfung. D Sektorialchimäre; unten der Tomatenmutter sproß mit dem eingesetzten Nachtschattenkeil. Das Nachtschattengewebe punktiert. E Blatt des Nachtschattens (*Solanum nigrum*), G Blatt der Tomate (*Solanum lycopersicum*). F ein Blatt der Chimäre, das links von der Mittelrippe Nachtschatten, rechts davon Tomate ist. Die charakteristische dichte Behaarung der Tomatenepidermis ist nicht dargestellt. Nach WINKLER.

WINKLER benutzte für seine Versuche als günstiges Material einerseits die Tomate, *Solanum lycopersicum*, andererseits den Nachtschatten *Solanum nigrum*. Er praktizierte sowohl Kopulation, als Sattel- und Keilpfropfung. Was man unter diesen verschiedenen Arten der Pfropfung versteht, geht aus den schematischen Textfiguren (Fig. 50 A, B, C) ohne weiteres hervor. Solche Pfropfverbände überließ der Experimentator mehrere Wochen lang sich selbst, bis eine möglichst innige Verwachsung der beiden Komponenten eingetreten war, bis sich ein sogenannter Verwachsungscallus gebildet hatte. Dann wurden sie dekapitiert und zwar so, daß die apikale Schnittfläche zum Teil aus Gewebe der Unterlage, zum Teil aus solchem des Reises bestand. Durch Abbrechen der normalen Knospen der Stamm-pflanze und auch aller neu auftretenden Ersatzknospen konnte WINKLER das Auftreten von Adventivknospen auf der Schnittfläche veranlassen. Es zeigte sich, wie zu erwarten stand, daß alle Adventivsprosse, die aus dem reinen Gewebe der Unterlage, z. B. der Tomate, herauswuchsen reine Tomate, und alle Sprosse aus dem reinen Gewebe des Reises, z. B. des Nachtschattens, reine Sprosse von der spezifischen Beschaffenheit des Reises waren. Durch gewisse Kunstgriffe gelang es nun, die Bildung von Adventivknospen genau an denjenigen Stellen der Schnittfläche hervorzurufen, wo die Gewebe von Unterlage und Reis unmittelbar aneinanderstoßen. An einer solchen Stelle bildete sich nun Mitte August 1907 eine Adventivknospe, die zwar von Anfang an völlig einheitlich wuchs, aber einen Sproß lieferte, der auf der einen Seite einer ihn ziemlich genau halbierenden Mittellinie reine Tomate, speziell die verwendete Rasse „Gloire de Charpennes“, auf der anderen reiner Nachtschatten war; auf der einen Seite also typische gekerbtrandige, gefiederte, hellgrüne, ziemlich stark behaarte Tomatenblätter, auf der anderen typische, ganzrandige, ungeteilte, dunkelgrüne, wenig behaarte Nachtschattenblätter trug (Fig. 50 D). Wenn beim Weiterwachsen bei einer Blattanlage die Trennungsstelle gerade mit dem Mittelnerv zusammenfiel, entstand ein Blatt, dessen eine Hälfte genau Tomate, die andere genau Nachtschatten war (Fig. 50 F).

Derartige aus dem Pfropfcallus hervorwachsende Sprosse nun sind es, welche WINKLER Chimären genannt hat. Chimären von der besonderen hier beschriebenen Zusammensetzung, bei denen jeder Pfropfsymbiont einen Längsausschnitt, einen longitudinalen Sektor (hier eine Längshälfte) des Sprosses bildet, werden jetzt allgemein Sektorialchimären genannt.

WINKLER war von Anfang an der Meinung, und man wird ihm zustimmen, daß eine solche Sektorialchimäre aus mindestens zwei nebeneinanderliegenden Zellen, einer Nachtschattenzelle und einer Tomatenzelle hervorgegangen ist. Er hält es mit diesem Versuch für „einwandfrei bewiesen, daß auf anderm als sexuellem Wege die Zellen zweier wesentlich verschiedener Arten zusammentreten können, um als gemeinsamer Ausgangspunkt für einen Organismus zu dienen, der bei völlig einheitlichem Gesamtwachstum die Eigenschaften beider Stammarten gleichzeitig zur Schau trägt.“

Ich habe mir als Zoologe hinsichtlich dieser Chimäre folgende Überlegung gemacht. Bekanntlich hat ROUX beim Frosch auf dem Zwei-Blastomerenstadium das eine der beiden Blastomeren abgetötet. Das andere sich weiter entwickelnde Blastomer lieferte in den meisten Fällen einen Hemiembryo lateralis. Die fehlende Hälfte kann dann später durch „Postgeneration“ ersetzt werden. Ich glaube nun, daß, wenn es gelänge, das abgetötete Blastomer des Zwei-Blastomerenstadiums einer Froschart durch ein entsprechendes Blastomer einer andern Froschart zu ersetzen, vielleicht eine Frosch-Chimäre zustande kommen könnte.

Es ist selbstverständlich, daß ein Pfropfsymbiont einer Sektorialchimäre nicht notwendig die Hälfte des Querschnittes des Sprosses zu bilden braucht, wie im hier besprochenen Falle. In der Tat sind bei den Versuchen von WINKLER, die dann später namentlich von HEUER fortgesetzt wurden, vielfach Sektorialchimären entstanden, bei denen auf dem Querschnitt der eine der Symbionten nur einen kleineren Sektor der Kreisfläche bildete.

Schon vor WINKLERS erster Publikation über die künstliche Erzeugung von Chimären hatte BAUR (1909) bei *Pelargonium* interessante Beobachtungen gemacht, welche einen deutlichen Fingerzeig für die wahrscheinliche Entstehung der Sektorialchimären in dem ange-deuteten Sinne lieferten. Es gibt weißblättrige Pelargonien, die bei vegetativer sowohl, wie bei sexueller Vermehrung konstant sind. Da ihre Chromatophoren kein echtes, grünes Chlorophyll führen, so vermögen sie nicht zu assimilieren, sondern nur aus zugeführtem Zucker Stärke zu bilden. Für sich allein können solche weißblättrige Pelargonien also nicht existieren. Man kann sie aber vermehren und erhalten dadurch, daß man z. B. einen weißen Zweig auf eine kräftige grüne Pflanze pflanzt. BAUR gelang es auch, experimentell Pflanzen zu bekommen, deren Vegetationskegel halb weiß und halb grün war. Blätter, die in einem weißen Sektor des Vegetationskegels einer solchen Sektorialchimäre gebildet wurden, waren rein weiß, Blätter in einem grünen Sektor waren rein grün und Blätter, die zufällig gerade auf der Grenze entstanden waren, waren halbiert grün und weiß (Fig. 51).

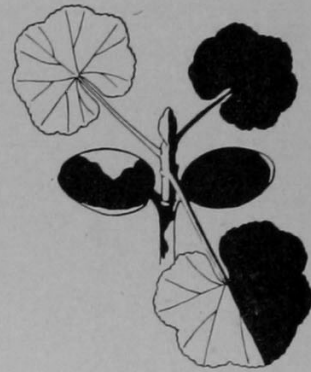


Fig. 51.

Ein Mosaikbastard aus einer grünen und einer weißen Sippe von *Pelargonium*. An der Spitze des Sprosses die grüne und die weiße Partie zufällig sektorial verteilt.

Schematisch. Nach BAUR.

Wir kehren nun zu den WINKLERSchen Versuchen zurück.

Im Sommer 1908 entstand bei insgesamt 268 Pfropfungen zwischen den beiden erwähnten *Solanum*arten, wobei sich weit über 3000 fast ausschließlich artreine Adventivsprosse bildeten, neben 5 Sektorialchimären die Adventivknospe des ersten experimentell erzeugten echten Pfropfbastards. Dies war wenigstens anfänglich die Ansicht WINKLERS. Bei einer andern Pfropfung entstand später ein zweiter übereinstimmender Sproß. Dieser vermeintliche Pfropfbastard, *Solanum tubingenense*¹⁾, wurde isoliert, bewurzelte

¹⁾ Inzwischen sind bei solchen Pfropfversuchen Dutzende von Exemplaren von *Solanum tubingenense* entstanden.

sich, wurde weiter kultiviert, zum Blühen und zur Fruchtbildung gebracht und auf vegetativem Wege vermehrt, wobei er, von Knospungsatavismen abgesehen, seine Bastardnatur getreu beibehielt. Eine genaue Untersuchung und Vergleichung der Gesamtorganisation zeigt, daß er eine ziemlich genaue Mittelstellung zwischen den beiden Elternarten einnimmt, wenn er auch im allgemeinen dem Nachtschatten, ganz besonders in der Form, etwas mehr gleicht, als der Tomate. Und zwar ist diese Mittelstellung noch genauer dahin zu



Fig. 52.

Solanum tubingense (unten, behaart) in *S. nigrum* (oben) zurückschlagend. Nach WINKLER.

präzisieren, daß der Pfropfbastard in manchen sich bei den Stammarten verschieden verhaltenden Merkmalen eine Mosaikform ist, welche die einen Merkmale rein oder fast rein von dem einen Elter, die andern rein oder fast rein von dem andern Elter bezieht. Namentlich zeigt die Oberhaut einen dichten Besatz mit langen, glashellen Haaren, ganz wie die der Tomate, und zwar nicht nur an den Laubblättern, sondern auch an den Blüten und Fruchtblättern. Die Krone (bei *S. nigrum* weiß, bei *S. lycopersicum* gelb) ist blaß zitronengelb.

Ich konnte noch in der ersten Auflage dieses Berichtes über eine neue Mitteilung WINKLERS (1909) über *Solanum tubingense*, sowie über vier neue Pfropfbastarde zwischen Tomate und Nachtschatten, die er inzwischen erzielt hatte, referieren. *Solanum tubingense* ist bei vegetativer Ver-

mehrung, abgesehen von Rückschlägen, konstant geblieben. Der Nachtschattenbeere sehr ähnliche Früchte sind zu Tausenden gebildet worden, viele von ihnen enthielten allerdings keine Samen. Die Samen selbst gelangten nicht zu voller Reife, aber wenigstens ein Teil von ihnen erwies sich trotzdem als keimfähig. Über diese sexuellen Keimlinge soll nachher berichtet werden. Das oben erwähnte zweite Exemplar von *Solanum tubingense* hatte einen sehr eigentümlichen Ursprung. Es entstand nämlich als die eine Hälfte einer Chimäre, deren andere Hälfte reine Tomate war. Da sich die Chimären der beiden *Solanum*arten infolge der sympodialen Verzweigungsweise (bei der die Seitenachsen sich stärker als die

jedesmaligen Hauptachsen verzweigen) früher oder später in ihre Bestandteile trennen, so erhielt WINKLER bald aus dieser Chimäre die reinen Sprosse: einmal Tomatensprosse und daneben reine *Solanum tubingense*-Sprosse. Das bemerkenswerteste Ergebnis, das die Kultur von *S. tubingense* ergeben hat, ist das Auftreten von Rückschlägen. Diese Rückschläge erfolgten bis 1909 ausnahmslos zu der Elternart *Solanum nigrum* (Fig. 52), welcher der Bastard erheblich näher steht als der Tomate, und sind alle reine Nachtschatten und bei weiterer vegetativer Vermehrung konstant. Seitdem sind auch Rückschläge zu dem reinen *S. lycopersicum* aufgetreten. Die Rückschläge erfolgen besonders häufig nach Traumatismen und treten dann, nach Entknospung und Dekapitation, als Adventivknospen auf. An einem regenerierenden Stocke von *S. tubingense* erhielt WINKLER neben acht *tubingense*-Sprossen fünfzehn *nigrum*-Sprosse, an einem andern Stocke neben sechs *tubingense*, fünf *nigrum*. Aber es sind auch — und zwar bei beiden Bastardindividuen — je zwei spontane Rückschläge zu *Solanum nigrum* aufgetreten (1909).

Es wäre selbstverständlich sehr wichtig, wenn man *Solanum tubingense*, diesen vermeintlichen Pfropfbastard, mit einem echten, unzweifelhaften, durch Kreuzung geschlechtlich erzeugten Bastard zwischen Nachtschatten und Tomate vergleichen könnte. Aber bis jetzt sind alle derartigen Kreuzungsversuche erfolglos geblieben.

Eine zweite Pfropfbastardform, die WINKLER aus *S. nigrum* \times *lycopersicum* gezogen hat, nennt er *Solanum proteus*. Sie entstand als die eine Hälfte einer Chimäre, deren andere Hälfte ein *S. tubingense* war! Die Chimäre war also aus zwei verschiedenen Bastarden zusammengesetzt. Auch der Pfropfbastard *proteus* nimmt eine Mittelstellung zwischen den elterlichen Arten ein, steht aber im Gegensatz zu *tubingense* der Tomate erheblich näher — er ist beispielsweise dicht behaart und trägt tomatenähnliche feuerrote Früchte — als dem Nachtschatten, und dem entspricht es nun auch, daß bei *S. proteus* sich zwar auch Rückschläge, aber nur zur Tomate, gezeigt haben.

Außer *S. tubingense* und *proteus* hat WINKLER noch drei weitere, bei vegetativer Vermehrung konstant bleibende Pfropfbastardformen zwischen Tomate und Nachtschatten experimentell hervorgerufen, die er *Solanum Darwinianum*, *S. Koelreuterianum* und *S. Gaertnerianum* nannte, und von denen jede eine besondere, charakteristische Zwischenstellung zwischen den Stammarten einnimmt, wobei *S. Koelreuterianum* der Tomate noch bedeutend näher steht als *Solanum proteus*.

HEUER (1910) ist es gelungen, einen „Pfropfbastardast“ von *S. nigrum* und *S. lycopersicum* zu erhalten, welcher anfänglich eine Sektorialchimäre war (Fig. 53), sodann von den Kontaktstellen der beiden Symbionten aus die scheinbar echten drei Pfropfbastarde *S. Koelreuterianum*, *S. tubingense* und *S. Gaertnerianum* bildete.

Nach den WINKLERSchen Untersuchungen dürfte es als so gut wie sicher erscheinen, daß die berühmte „Varietät“ des Goldregens *Cytisus Adami*, die bis vor kurzem als unfruchtbar galt, die so oft studiert, und über die so viel geschrieben worden ist, wirklich, wie man früher allgemein angenommen hatte und entgegen



Fig. 53. Eine Sektorialchimäre von *S. nigrum* A und *S. lycopersicum* E mit drei verschiedenen Pfropfbastardsprossen: *S. Koeltreuterianum* B, *S. Gaertnerianum* C und *S. tulingense* D. Nach HEUER aus HUGO FISCHER 1911.

den Ansichten von STRASBURGER und DE VRIES, ein „Pfropfbastard“ von *Cytisus laburnum* und *C. purpureus* nach Art des „Pfropfbastardes“ *S. tubingense* ist, welcher der ersteren Art indessen bedeutend näher steht, als der letzteren. Dies äußert sich auch in der Erscheinung, daß *Cytisus Adami* anfänglich ausschließlich, heute noch ganz vorwiegend, Sprossungs-Rückschläge zu *C. laburnum* hervorbringt. Auch der *Crataegomespilus* von Bronvaux (ein Gut bei Metz) ist wohl sicher ein Pfropfbastard zwischen *Crataegus* und *Mespilus*. Er ist in drei verschiedenen Formen bekannt, von denen die eine, *Dardari* genannte, mehr der Mispel, die beiden andern, *Asnièresi* und *Jouini*, mehr dem Weißdorn gleichen. Es steht damit wiederum in Einklang, daß *C. Dardari* zunächst und häufiger Rückschläge zu *Mespilus* aufweist als zu *Crataegus*.

Wie ich in einem Aufsatz von HUGO FISCHER (1911) lese, ist ein echter, geschlechtlich erzeugter Bastard von *Crataegus* und *Mespilus* bekannt, sieht aber ganz anders aus als die „Pfropfhybriden“.

Sehr unsicher blieb die Auffassung der berühmten und merkwürdigen *Bizzaria*, eines jetzt selten gewordenen Baumes, welcher zugleich Orangen, Zitronen und Limonen trägt, ohne daß diese von besonderen Ästen hervorgebracht würden, die besonderen Pfropfreisern entsprächen. Es werden auch Früchte gebildet, an welchen einzelne Fächer das Aussehen von Apfelsinen, andere von Limonen oder Zitronen haben. Nach STRASBURGER sind Bizzarien beschrieben worden, deren Früchte die Bestandteile von fünf verschiedenen Arten der Agrumi (so nennt man in Italien die kultivierten Arten und Varietäten der Gattung *Citrus*) in sich vereinigten. Zum erstenmal wird 1644 eine *Bizzaria* aus dem Garten Panciatichi in Florenz erwähnt. Es kann als sicher gelten, daß die Bizzarien nicht von geschlechtlich erzeugten Bastarden abstammen. Ob sie Pfropfbastarde im Sinne von *Solanum tubingense* sind, ist unsicher. Doch stellen sie wohl jedenfalls irgendeine Sorte von Chimären dar.

In der ersten Ausgabe dieses Berichtes (1909) knüpfte ich an die Darstellung der WINKLERSchen Versuchsergebnisse Betrachtungen, die ich, ein reuiger und bußfertiger Sünder, als lehrreiche demonstratio in corpore rei nachstehend reproduzieren will.

„Eine wichtige Frage, die sich sofort aufdrängt, ist die nach den Beziehungen zwischen diesen Pfropfbastarden verschiedener Arten und den geschlechtlich erzeugten Bastarden. Ein direkter Vergleich ist leider zurzeit nicht möglich, da es bis jetzt weder gelungen ist, auf experimentellem Wege den sexuellen Bastard zwischen Tomate und Nachtschatten, noch denjenigen zwischen *Cytisus laburnum* und *purpureus*, noch auch den *Crataegomespilus*bastard¹⁾ herzustellen. Aber es scheint mir ganz außer aller Frage zu stehen, daß die allgemeine Übereinstimmung eine verblüffend große ist. Für die sexuellen Artbastarde sind doch folgende drei Hapterscheinungen besonders charakteristisch (vgl. S. 119—120).

1. Die Mittelstellung der Bastarde. Sie gab Veranlassung zu der Bezeichnung „intermediäre Vererbung“. Man wird allerdings in Zukunft viel mehr als bis jetzt auf eine peinlich genaue Analyse einerseits und Vergleichung andererseits der subtilsten Unterschiede, die meist in sehr großer Zahl vorhanden sind, achten müssen und dabei sicher finden, daß es sich in vielen Fällen, eher als um wirklich intermediäre Charaktere, bei den Bastarden um eine sehr intrikate Mosaik handelt,

¹⁾ Siehe die Bemerkung oben über den sexuellen Bastard von *Crataegus* und *Mespilus*.

wobei der Bastard die zahlreichen gegensätzlichen Merkmale bald von dem einen, bald von dem andern Elter erbt, häufig in befleckter, beeinflusster Form. Die Gesamterscheinung ist dann allerdings intermediär.

2. Die Pleiotypie, d. h. die Erscheinung, daß die F_1 -Bastarde in mehreren bis vielen Formen vertreten sind, von denen einige ungefähr die Mitte halten zwischen den elterlichen Biotypen, andere mehr dem einen oder dem andern elterlichen Typus angenähert sind. Diese Erscheinung ist für die Artbastarde die Regel, die Monotypie (wie sie bei den Bastarden zwischen *H. nemoralis* und *hortensis* nach meinen Untersuchungen vorkommt) bis jetzt die Ausnahme. Es ist mir deshalb nicht ganz verständlich, wie WINKLER sagen kann: „Auf die Frage, wie es zu erklären ist, daß durch den Pfropfbastardierungsprozeß eine pleiotypie, durch den sexuellen Bastardierungsprozeß eine (im allgemeinen) homogene Deszendenz entsteht, möchte ich an dieser Stelle nicht eingehen.“

3. Die Konstanz der Bastarde.

In diesen drei Hauptpunkten stimmen die Pfropfhybriden verschiedener Spezies mit den sexuellen Arthybriden überein und außerdem noch in der fehlenden oder herabgesetzten Fruchtbarkeit, so daß die Pfropfbastardierung nach den glänzenden Untersuchungen WINKLERS nach meiner Meinung geeignet ist, zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher (vegetativer) Vermehrung eine Brücke zu schlagen. Mit Bezug auf die ungeschlechtliche Vermehrung haben Zoologen und Botaniker eine etwas verschiedene Auffassung, wobei die Verschiedenheit allerdings mehr die Darstellungsweise als das innere Wesen betrifft. Die Zoologen halten die ungeschlechtlich erzeugten Wesen für neue Individuen, für Nachkommen, für Glieder neuer Generationen, während manche Botaniker „die neuen Exemplare eigentlich nur für Teile des ursprünglichen, aus einem Samen hervorgegangenen Individuums halten“. So würden z. B. alle auf der Erde zerstreuten Exemplare von *Cytisus Adami* ein einziges Individuum repräsentieren, wenn die wohl begründete Ansicht richtig ist, daß sie alle auf vegetativem Wege von einem einzigen hybriden Adventivsproß abstammen.

Eine weitere wichtige Frage, die bis jetzt meines Wissens noch nicht diskutiert worden ist, und die es verdient, bei zukünftigen Untersuchungen scharf im Auge behalten zu werden, ist die nach möglichen Beziehungen zwischen den Rückschlägen bei der vegetativen Vermehrung der Pfropfbastarde und den Rückschlägen (oder Spaltungen), die bei der sexuellen Vermehrung durch Inzucht der Heterozygotengeneration F_1 in der F_2 -Generation bei alternativer Vererbung auftreten. Wenn wir den primären Pfropfbastardsproß als eine F_1 -Generation auffassen, so dürfen wir vielleicht die sekundären Sprosse als Glieder einer F_2 -Generation betrachten. Dann wäre zu untersuchen, ob nicht die Rückschläge zu den Stammtypen der Abspaltung der Paternaltypen bei alternativer Vererbung entsprechen. Der Fall des *Solanum tubingense*, dessen rückschlagende Sprosse den reinen, fixen Typus von *Solanum nigrum* repräsentieren, während die Stammpflanze als vegetative Heterozygote weiterwächst, hat eine gewisse Ähnlichkeit mit einer sexuell erzeugten F_2 -Generation bei vollständiger Dominanz der Merkmale eines der beiden großerelterlichen Typen. Der atavistische Sproß würde dann einem Individuum entsprechen, das mit Bezug auf alle rezessiven Merkmale homozygotisch wäre. Die Fälle von *Cytisus Adami* und *Crataegomespilus* würden eher an die alternative Vererbung bei *Mirabilis Jalapa*, weiß \times rot, erinnern. In der F_2 -Generation spalten einerseits die beiden Ausgangstypen weiß und rot wieder rein ab, wie die atavistischen Sprosse von *Cytisus Adami* und *Crataegomespilus* wieder den reinen Charakter der Stammformen *C. laburnum* und *purpureus*, *Crataegus* und *Mespilus* aufweisen, während die Hauptmasse der violetten Heterozygoten den in Zukunft wieder spaltenden Pfropfbastard-Phänotypus *C. Adami* und *Crataegomespilus* repräsentieren würde.

Würde sich hier mehr als eine Analogie herausstellen, so würde sich die Aussicht eröffnen, von dieser Seite etwas tiefer in die noch so dunklen Beziehungen zwischen intermediärer und alternativer Vererbung einzudringen.

Die wichtigste Frage, die beim Pfropfhybridismus Beantwortung verlangt, ist die nach der Entstehung der Pfropfbastarde. Die nächstliegende Vermutung ist gewiß die, daß die Bastardadventivknospe aus einer einem befruchteten Ei vergleichbaren Zelle an der Grenze zwi-

schen den beiden P_1 -Gewebe der Schnittfläche hervorgeht, die hier durch Verschmelzung von zwei somatischen Zellen, mit oder ohne vorhergehende Reduktion der Chromosomen, entstanden ist. Leider hat uns WINKLER die Resultate seiner zytologischen Untersuchungen noch nicht mitgeteilt. In seiner neuesten Schrift zeigt er sich einer solchen Auffassung abgeneigt. Er führt gegen sie u. a. an: 1. die Unwahrscheinlichkeit, daß die Adventivvegetationspunkte nur aus einer einzigen Zelle hervorgehen, 2. die Tatsache, daß mehrere verschiedene Mittelformen möglich sind, 3. die spontanen und regenerativen Rückschläge. Zu Punkt 1 darf ich mir kein Urteil erlauben. Daß aber die sub 2 und 3 geäußerten Einwände vielleicht nicht begründet sind, glaube ich in meiner Diskussion der Beziehungen zwischen Pfropfhybridismus und sexueller Bastardierung gezeigt zu haben. So viel ist sicher, daß unsere Anschauungen über die zytologischen Vorgänge vor, während und nach der Befruchtung und insbesondere die Rolle des Chromatins als Vererbungssubstanz bei der zytologischen Erforschung des Pfropfhybridismus eine Feuerprobe zu bestehen haben werden.“

Während ich die vorstehenden Betrachtungen niederschrieb (1909), war die Frage nach der Natur der Pfropfbastarde prinzipiell schon entschieden, aber in ganz anderem Sinne. Und seither hat auch auf diesem Gebiet, wie überhaupt neuerdings wieder auf der ganzen Linie, die Chromosomentheorie der Vererbung die Feuerprobe in der Tat glänzend bestanden.

Die Sache hat sich folgendermaßen zugetragen.

STRASBURGER war schon 1907 von folgenden Gesichtspunkten aus an die Pfropfbastardfrage herangetreten. Die reifen Gameten führen die halbe, die somatischen Zellen die volle Chromosomenzahl. Bei der Befruchtung verschmilzt eine männliche mit einer weiblichen Gamete zu der Zygote. Es addiert sich dabei die halbe Chromosomenzahl der männlichen Gamete zu der halben Chromosomenzahl der Makrogamete in der Zygote zu der normalen vollen Chromosomenzahl N , und diese Zahl erhält sich bei allen Körperzellen, die durch sukzessive Teilung von der Zygote (dem befruchteten Ei) abstammen. Wenn nun die Pfropfbastarde aus einer Stammzelle hervorgehen, welche durch Verschmelzung von zwei somatischen Zellen am Verwachsungscallus entstanden ist, so muß diese somatische Zygote und alle Zellen des aus ihr hervorgehenden Pfropfbastards die doppelte somatische Chromosomenzahl $2N$ aufweisen. STRASBURGER ermittelte nun zunächst die Chromosomenzahl der beiden *Cytisus*-arten *laburnum* und *purpureus* und fand, daß die somatische Zahl bei beiden 48, bei ihren Gameten also 24 ist. Ist nun *Cytisus Adami* ein aus einem befruchteten Ei hervorgegangener geschlechtlicher Bastard, so muß er die einfache Chromosomenzahl 48 führen, ist er hingegen aus der Verschmelzung von zwei somatischen Zellen hervorgegangen, so muß er die Zahl von 96 Chromosomen aufweisen. Tatsächlich fand STRASBURGER 48 Chromosomen in den Körperzellen von *Cytisus Adami*.

Als nun STRASBURGER mit den Resultaten der WINKLERSchen Experimente bekannt wurde, kam er (1909) auf den Gedanken, daß die Pfropfbastarde vielleicht so zu deuten seien, daß in dem neuen Vegetationspunkte an der Verwachsungsstelle zwischen Edelreis und Unterlage eine Vermischung embryonaler Zellen der beiden Symbionten stattfindet, so daß recht wohl zu verstehen sei, daß der aus dem gemischten Vegetationskegel hervorgehende Sproß den Charakter einer bastardähnlichen Zwischenform annehmen kann. STRASBURGER hielt also, und diese Ansicht teilte auch TYCHO VESTERGREN und eine Zeit-

lang WINKLER selbst, die Pfropfbastarde für eine besondere Sorte komplizierter Chimären und bezeichnete sie als Hyperchimären. Gegen eine solche

Auffassung erhoben BAUR und CORRENS Widerspruch, weil nach ihrer Ansicht mit ihr „die große vegetative Konstanz und die morphologische Einheitlichkeit der Pfropfbastarde in unvereinbarem Widerspruch steht.“

Auf die jetzt allgemein, auch von WINKLER anerkannte, zweifellos richtige

Deutung der Natur der Pfropfbastarde kam zuerst ERWIN BAUR auf Grund von Untersuchungen an *Pelargonium zonale* (1909). Außer den von uns schon oben besprochenen Sektoralchimären zwischen der weißen und der grünen Rasse gibt es noch eine zweite Art von Chimären, die Periklinalchimären, bei denen der Vegetationskegel periklinal geteilt ist. Zur Erläuterung diene folgendes.

Das Wachstum der Pflanzen erfolgt an den aus embryonalem Gewebe gebildeten Vegetations-

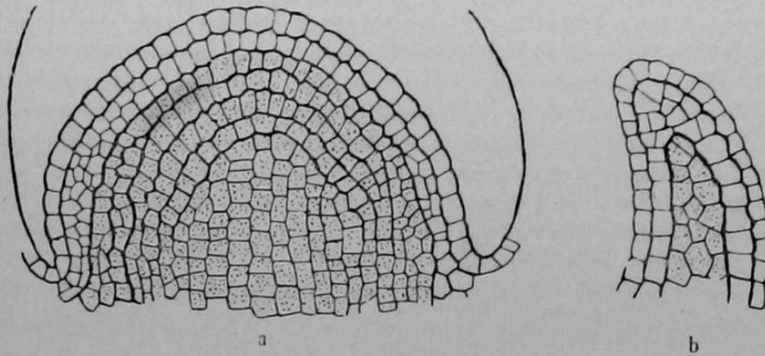


Fig. 54.

Schnitt durch den Vegetationskegel *a* und durch den Rand eines jungen Blattes *b* einer Periklinalchimäre von *Pelargonium zonale* mit zwei periklinalen Zellschichten der weißen Sippe. Nach ERWIN BAUR 1910.

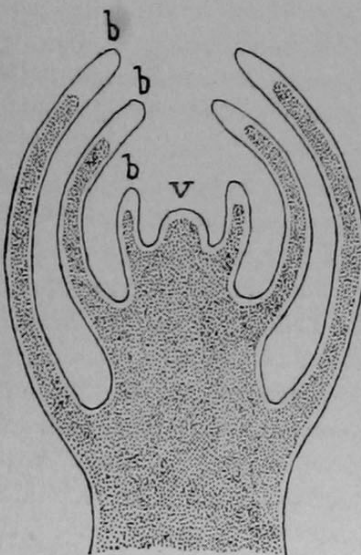


Fig. 55.

Schematischer Längsschnitt durch eine Periklinalchimäre von *Pelargonium zonale*, die aus zwei weißen Zellschichten außen und im übrigen grünen Zellschichten innen besteht. Das grüne Gewebe ist punktiert dargestellt. *b* Blätter. *v* Vegetationspunkt. Nach ERWIN BAUR 1910.

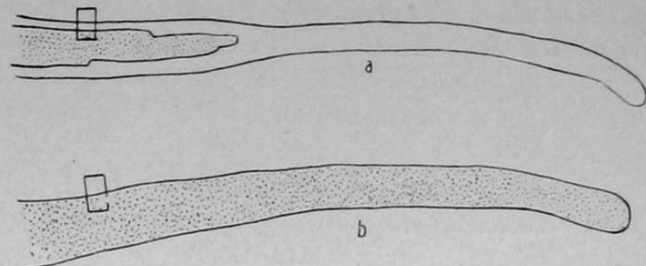


Fig. 56.

a Schnitt durch den Blattrand einer Periklinalchimäre von *Pelargonium zonale* mit zwei weißen Zellschichten außen, und *b* durch den Blattrand einer rein grünen Pflanze. Die beiden kleinen Rechtecke sind in Fig. 57 A und B stärker vergrößert wiedergegeben. Nach ERWIN BAUR 1910.

kegeln, welche die Spitzen der Triebe und Knospen bilden. Längsschnitte solcher Vegetationskegel zeigen uns dütenförmige, der Oberfläche des Kegels parallel ver-

laufende, periklinisch angeordnete Zellschichten (Fig. 54), welche, nicht unähnlich den embryonalen „Keimblättern“ der Tiere, im allgemeinen eine bestimmte prospektive Bedeutung haben. Die äußerste Zellschicht, das Dermatogen, liefert im allgemeinen die Epidermis. Für uns ist aber ganz besonders wichtig zu wissen, daß die Geschlechtszellen bei den Angiospermen wohl immer aus der zweitäußersten Zellschicht hervorgehen.

Die uns besonders interessierenden BAURschen Periklinalchimären von *Pelargonium zonale* (Kombinationen der weißen und der grünen Rasse) zeigten nun in einem Falle die beiden oberflächlichen Zellschichten der Vegetationskegel, die äußerste und die zweitäußerste, weiß, alle übrigen grün (Fig. 54, 55, 56 a, 57 A). Dadurch kommt an den Blättern ein mehr oder weniger breiter, weißer Saum zustande (varietates *albomarginatae*) (Fig. 56a, 58). Bei einer anderen ähnlichen Periklinalchimäre war nur die äußerste Zellschicht der Vegetationskegel weiß.

BAUR konnte feststellen, daß diese Periklinalchimären leicht vegetativ, durch Stecklinge, zu vermehren sind. „Es kommen aber doch gelegentlich Störungen in der Verteilung der Komponenten am Vegetationskegel vor, meist wohl infolge von kleinen Verletzungen. Das hat dann je nach der Art der Störung verschiedene Folgen. Es können z. B. bei einer außen weißen, innen grünen Periklinalchimäre die äußeren weißen Zellschichten verletzt sein und von der grünen dritten Schicht her regeneriert werden, es schaut dann quasi die grüne Pflanze durch ein Loch in der weißen Haut heraus, und wenn eine solches Loch z. B. gerade über einem

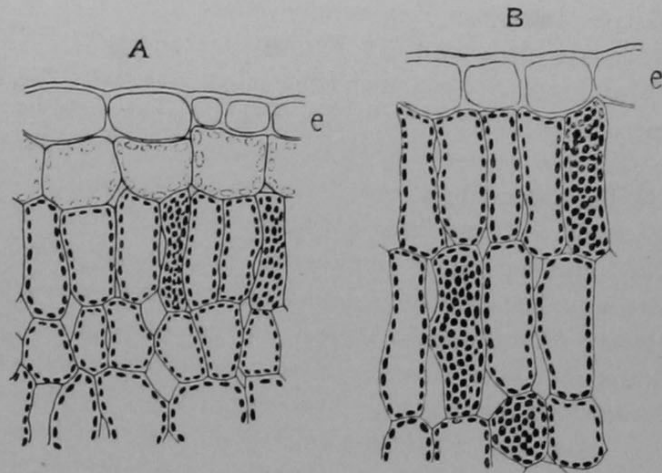


Fig. 57 A und B.

Vergrößerte Wiedergabe der beiden Rechtecke der Figur 56. Chromatophoren in den Zellen, welche der grünen Sippe angehören, mit Schwarz dargestellt. Farblose Chromatophoren der Zellen der weißen Sippe mit punktierter Kontur gezeichnet. e Epidermis. Nach BAUR, 1910, aus Hugo Fischer.

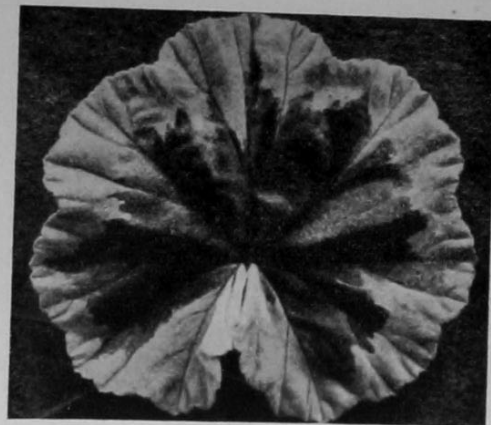


Fig. 58.

Blatt eines *Pelargonium zonale albomarginatum*, nach BAUR, aus Hugo Fischer.

Seitenvegetationspunkt liegt, dann entsteht ein rein grüner Sproß. Es erfolgt eine „vegetative Aufspaltung“ der Chimäre, ein „Knospungsrückschlag“. Öfters kommt es auch vor, daß ein Vegetationskegel in einer Blattachsel nur aus den äußersten zwei Schichten entsteht, das hat dann natürlich die Entstehung eines rein weißen Astes zur Folge.“

Aus dem Bau der Periklinalchimären von *Pelargonium* und der bekannten Tatsache, daß die Geschlechtszellen aus der zweitäußersten Zellenlage, der „gametogenen Zellschicht“, des Vegetationskegels hervorgehen, ließ sich von vornherein ein sicherer Schluß auf die Beschaffenheit der geschlechtlich erzeugten Nachkommenschaft, auf die Natur der Sämlinge, ziehen, der auch durch den Zuchtversuch voll und ganz bestätigt wurde. Denn in der Tat bestand die sexuelle Nachkommenschaft derjenigen Periklinalchimären, bei denen die gametogene Zelllage dem grünen Symbionten angehörte, aus lauter grünen, und zwar rassereinen grünen Sämlingen, während die geschlechtlichen Nachkommen derjenigen Periklinalchimären, deren gametogene Zelllage dem weißen Komponenten angehörte, lauter samenbeständige Vertreter der rein weißen *Pelargonium*sippe waren.

Bei der Untersuchung dieser Periklinalchimären drängte sich BAUR seit 1909 immer eindringlicher die Frage auf, ob nicht am Ende die rätselhaften Pfropfbastarde *Cytisus Adami* und *Crataegomespilus* auch solche Periklinalchimären seien, und er wurde in seiner Vermutung bestärkt durch die WINKLERSche Beschreibung des von ihm gezogenen Pfropfbastardes *Solanum tubingense*, nach welcher dieser sich auffallend wie eine Periklinalchimäre der beiden zur Pfropfung verwendeten *Solanum*arten verhält.

Diese Vermutung ist nun, man darf wohl sagen, zur Gewißheit geworden. Von vieren seiner Pfropfbastarde hat inzwischen WINKLER selbst in glänzender Weise nachgewiesen, daß sie Periklinalchimären sind. Er hatte zunächst, von denselben Überlegungen ausgehend, die schon STRASBURGER angestellt hatte, die Chromosomenausrüstung der in Frage stehenden *Solanum*formen untersucht und gefunden, daß die Kerne der Körperzellen beim Nachtschatten (*S. nigrum*) 72, bei der Tomate (*S. lycopersicum*) dagegen 24 Chromosomen besitzen, die Kerne der reifen Gameten also 36 bzw. 12. Also ein ganz auffallender Unterschied. Wenn nun die Pfropfbastarde aus der Verschmelzung von zwei somatischen Zellen des Pfropfcallus hervorgehen, so müßten ihre Gameten $36 + 12 = 48$ Chromosomen aufweisen. WINKLER erhielt aber ganz andere und zwar sehr überraschende Resultate: Er fand in den Keimzellen von *S. tubingense* und *S. Gaertnerianum* 36 Chromosomen, also genau soviel wie in den Keimzellen des Nachtschattens. Dann fand er in den Gameten des *S. proteus* und *S. Koelreuterianum* 12 Chromosomen, also genau soviel wie in den Gametenkernen der Tomate! Daraufhin untersuchte nun WINKLER die somatischen Zellen der Pfropfbastarde auf die Chromosomenzahl ihrer Kerne und zwar wählte er den Vegetationskegel. Dabei gelangte er nun zu der folgenden glänzenden Bestätigung der BAURschen Periklinalchimärentheorie. Er fand nämlich in der äußersten Zelllage, dem Dermatogen, des Vegetationskegels von *S. tubingense*, durchgängig die Chromosomenzahl 24 (der Tomate), in allen inneren Schichten,

also auch in der zweitäußersten, der gametogenen Schicht, dagegen die Chromosomenzahl 72 (des Nachtschattens)! *Solanum tubingense* ist eine Periklinalchimäre, ist ein Nachtschatten in der behaarten Haut der Tomate. Und jetzt erklärt es sich auch ohne weiteres, daß die aus Selbstbefruchtung hervorgehenden Sämlinge von *S. tubingense*, wie WINKLER selbst feststellte, reine Nachtschatten sind, denn die gametogene Schicht mit der Chromosomenzahl 72 ihrer Zellkerne gehört ganz *Solanum nigrum* an.

Die von WINKLER in derselben Weise fortgesetzten Untersuchungen ergaben, daß *Solanum Koelreuterianum*, umgekehrt wie *S. tubingense*, eine Tomate mit einer Nachtschattenepidermis ist. Die Form konnte bis jetzt nicht sexuell vermehrt werden.

Solanum proteus erwies sich als ein Nachtschatten mit der dermatogenen und der gametogenen Schicht der Tomate. Diese Chimäre erwies sich als fast normal fruchtbar. Die Sämlinge wurden, wie erwartet, zu reinen Tomaten und zwar zu genau derselben Sorte, von der das Edelreis stammte, das bei der Pfropfung verwendet worden war.

Solanum Gaertnerianum ist eine Tomate, deren zwei äußerste Zellschichten dem Nachtschatten angehören.

Die Verhältnisse von *S. Darwinianum* sind noch nicht aufgeklärt. Hier fand WINKLER die Chromosomenzahl 48 in den Gameten, welche der kombinierten Chromosomenzahl $\left(\frac{72 + 24}{2}\right)$ der beiden Stammarten entspricht. Dies veranlaßt WINKLER, die Frage noch als offestehend zu betrachten, ob nicht, in allerdings ganz außerordentlich seltenen Fällen, durch Verschmelzung von zwei artfremden Körperzellen echte Bastarde entstehen können, die er dann als Verschmelzungspfropfbastarde oder Burdonen (*burdo* ist ein spätlateinisches Synonym für *mulus*, Maultier) bezeichnen würde.

Cytisus Adami ist, zumal nach den neueren sorgfältigen Untersuchungen von BUDER (1910), zweifellos ein *Laburnum vulgare* mit der bloßen Epidermis von *Cytisus purpureus*. Bis vor kurzem galt dieser „Pfropfbastard“ als gänzlich unfruchtbar. Doch hat HILDEBRAND 1908 Samen zum Keimen gebracht, welche reine *Laburnum* ergaben.

Zweifellos sind auch die *Crataegomespili* Periklinalchimären. *Cr. Asnièresi* ist nach den anatomischen Untersuchungen von BAUR ein *Crataegus monogyna* und hat von *Mespilus* bloß die Epidermis. Die sexuell entstehenden Nachkommen sind reine *Crataegus monogyna*. *Cr. Dardari* ist, nach der Blattanatomie zu schließen, ein *Crataegus*, bekleidet mit zwei *Mespilus*zellschichten. Keimfähige Samen hat man von dieser Form bis jetzt nicht erhalten.

Wenn nun auch die Frage nach der Natur der Pfropfbastarde endgültig in dem Sinne gelöst zu sein scheint, daß es sich in fast allen, wenn nicht in allen Fällen,

um Periklinalchimären handelt, so bleiben doch noch manche Fragen unerledigt. Über die ursprüngliche Entstehung des *Cytisus Adami* und der *Crataegomespili* lassen sich nur Mutmaßungen äußern. Ferner ist man noch lange nicht so weit, daß man alle Einzelheiten der charakteristischen Abweichungen der verschiedenen Chimärenformen mit Sicherheit auf die besondere Art der gegenseitigen Beeinflussung der Periklinal-Symbionten zurückführen kann. Auch die Frage nach dem Zustandekommen der Knospungsrückschläge ist noch keineswegs sicher gelöst.

Am Schlusse dieser langen Ausführungen wollen wir noch auf die große Tragweite aufmerksam machen, welche die überraschenden Resultate der neuesten Pfropfbastardforschung für die Frage der gegenseitigen Beeinflussung der Pfropfsymbionten und sodann auch für die Frage der Vererbung somatogener Eigenschaften haben. Wir wollen WINKLER (1912, S. 162—163) sprechen lassen, dessen Argumentation unmöglich verfehlen kann, bei jedem, der nicht voreingenommen ist, den tiefsten Eindruck zu machen. WINKLER schreibt:

„Den allerschlagendsten Beweis dafür aber, daß selbst bei der denkbar innigsten und sehr lange dauernden Pfropfsymbiose beide Symbionten ihre spezifische Eigenart in jeder Hinsicht beibehalten, sich also gegenseitig absolut nicht beeinflussen, liefern uns die *Chimären*, speziell der *Cytisus Adami*. Eine innigere Symbiose, als sie bei einer solchen Periklinalchimäre zwischen den Geweben zweier verschiedener Arten realisiert ist, läßt sich kaum vorstellen. Insbesondere befindet sich die einzige, *Cytisus purpureus* angehörige Epidermislage der Chimäre in vollkommendster ernährungsphysiologischer Abhängigkeit von dem *laburnum*-Gewebe, da sie chlorophyllfrei ist. Die Symbiose zwischen diesen beiden Arten dauert seit dem Jahre 1826, also seit jetzt (1911) 85 Jahren. Trotzdem sind *Rückschläge* zu *Cytisus laburnum*, wie besonders zu *Cytisus purpureus*, wie sie alljährlich ja in großer Zahl noch heute erscheinen, immer vollständig und in jeder Hinsicht artrein.“

XLIV. Die Xenien.

Es wurde schon lange und vielfach die Beobachtung gemacht, daß bei Kreuzungen verschiedener Pflanzenrassen die befruchtenden männlichen Gameten väterliche Eigenschaften, also z. B. auch die besonderen Eigenschaften der väterlichen Rasse, nicht bloß auf die weiblichen Gameten und damit auf den Embryo und die sich daraus entwickelnde Pflanze übertragen, sondern auch auf das befruchtete Ei und den Embryo umhüllende Gewebe der mütterlichen Pflanze. Als ein solches mütterliches Gewebe wurde auch das *Endosperm* betrachtet, welches in vielen Pflanzenfrüchten den Embryo einschließt und ein *Nährgewebe* darstellt. Durch die schönen Untersuchungen von CORRENS (1899, 1901) ist nun zuerst für *Zea Mays* sicher festgestellt worden, daß derartige Übertragungen — Xenien, Gastgeschenke nennt sie die *scientia amabilis* — tatsächlich vorkommen. Befruchtet man die Blüten eines Blütenstandes der Maisrasse *Zea mays alba*, deren Körner weißgelb aussehen, weil das weißgelbe Endosperm durch die durchsichtige, ungefärbte Schalenhaut durchschimmert, mit Pollen der Rasse *Zea*

mays coeruleodulcis, deren Endosperm schwarzblau ist, so entwickeln sich aus den Blüten am Maiskolben schwarzblaue Fruchtkörner. Der Pollen hat also auch das vermeintlich „mütterliche“ Gewebe, das Fruch tendosperm, beeinflußt.

Das Vorkommen der Xenien war nun vom Standpunkte der modernen Vererbungs- und Befruchtungslehre eine durchaus unerklärliche Erscheinung, wenn man sich des bis heute allgemein als gesichert geltenden Resultates der zytologischen Befruchtungsforschung erinnerte, daß ein pflanzlicher oder tierischer Organismus bei der geschlechtlichen Fortpflanzung ausschließlich aus einer befruchteten Eizelle (Zygote) hervorgeht, und daß eine Befruchtung nur zwischen zwei Fortpflanzungszellen, nämlich durch Vereinigung eines Spermatozoons (Mikrogamete) mit einer Eizelle (Makrogamete) zustande kommt. Fast gleichzeitig nun mit dem CORRENSschen sichern Nachweis des wirklichen Vorkommens der Xenien fanden NAWASCHIN und GUIGNARD auch die Erklärung der Erscheinung. Sie wiesen nämlich nach, daß durch die Bestäubung der Blüte ein wirklicher Doppelbefruchtungsvorgang eingeleitet wird. Der Embryosack (Fig. 59) enthält zwei Arten von weiblichen Geschlechts- oder Vorkernen, einen Eikern und einen (doppelten) Endospermkern. Der Pollenschlauch bringt aber ebenfalls — wie schon lange bekannt — zwei Kerne in den Embryosack mit, die als männliche Geschlechts- oder Vorkerne bezeichnet werden können. Nun verschmilzt der eine der männlichen Vorkerne mit dem Eikerne (p' mit oo) zum befruchteten Kern der Eizelle, aus welcher der Embryo und später die junge Pflanze hervorgehen werden, der andre männliche Vorkern aber verschmilzt mit einem der beiden Kerne des Endosperms (p'' mit pi) zu einem Nucleus, welcher die Kerne des mithin ebenfalls befruchteten Endosperms liefert. Die Frucht enthält also gewissermaßen eine Zwillingbildung; der eine Zwilling ist der entwicklungsfähige Embryo, der andere ist der abortive Endospermembryo, dessen Bedeutung ganz in der Ernährung des ersteren aufgeht. Da auch der Endospermembryo aus einem Befruchtungsakt hervorgeht, bei welchem der männliche Vorkern aus demselben Pollenschlauche und von der nämlichen Pflanze herrührt, wie der die Eizelle befruchtende männliche Vorkern, so wundern wir uns nicht, daß das Endosperm des Fruchtkerns ebensogut Eigenschaften der Pflanze aufweisen kann, von der der befruchtende Pollen herrührt, wie die Keimpflanze selbst. Es geht aus dem Vorstehenden ohne weiteres hervor, daß es ebensogut Endospermbastarde wie Keimpflanzenbastarde geben kann, und daß mithin erstere ebensogut den MENDELSchen Regeln folgen können, wie letztere.

Daß solche Endospermbastarde den Regeln der alternativen Vererbung

Arnold Lang, Experimentelle Vererbungslehre.

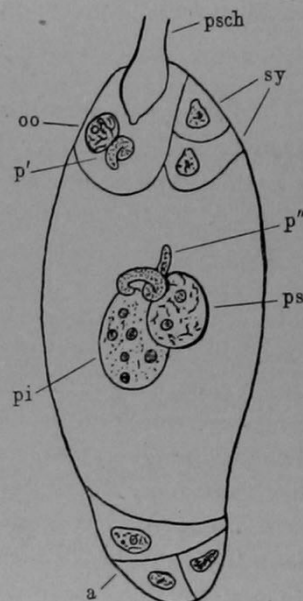


Fig. 59.

Doppelte Befruchtung bei Liliaceen. *psch* Pollenschlauch, *oo* Eizelle, *sy* Synergiden, *ps* und *pi* oberer und unterer Polkern, *a* Antipoden, p' p'' die beiden männlichen Kerne. Nach GUIGNARD aus Haecker.

folgen, hat CORRENS nachgewiesen. Wir haben über den instruktiven Fall der dihybriden Kreuzung zwischen den hier genannten Maisvarietäten *Zea mays alba* und *coeruleo-dulcis* schon im Art. XXI (S. 65 ff.) berichtet.

Für die Frage nach der Vererbung somatogener Eigenschaften ist die Lösung des Xenienrätsels insofern von Bedeutung, als hier ein Fall der Übertragung bestimmter Eigenschaften vom Keim auf umliegendes Gewebe (also umgekehrt wie bei der problematischen somatischen Beeinflussung des Keimes durch das umliegende Gewebe) als illusorisch ausgeschaltet worden ist. Das Gemeinsame für beide Fälle wäre spezifische Beeinflussung nebeneinanderliegender Körperteile, die zueinander in keinem direkten genetischen Verhältnisse stehen.

XLV. Die Telegonie. Infektion.

Es ist wohl beschämend, daß man heutzutage immer noch in einem wissenschaftlichen Buch über Vererbung von der *Telegonie* sprechen muß. Aber was CARL VOGT von der Dummheit im allgemeinen gesagt hat, das gilt in noch höherem Maße von dem Züchter-Aberglauben. Mit ihm streiten Götter selbst vergebens.

Als *Telegonie* oder *Infektion* bezeichnet man die angebliche Erscheinung, daß eine vorhergehende Befruchtung eines Weibchens durch ein Männchen den Charakter der Jungen späterer Würfe beeinflußt, die von der Befruchtung durch ganz anders beschaffene Männchen herrühren. Noch DARWIN, welcher den Angaben der praktischen Züchter gegenüber von einer schwer verständlichen Leichtgläubigkeit war, hielt die Telegonie für sichergestellt. Er sagt (Das Variieren der Tiere usw. Bd. 2. Deutsche Ausg. 1878. S. 398), „die Erklärung würde einfach sein, wenn die Spermatozoen innerhalb des Körpers des Weibchens während des langen Zeitraums, welcher zuweilen zwischen den beiden Befruchtungsakten verfloßen war, hätten lebendig bleiben können.“ Eine Vererbungstheorie muß nach DARWIN auch die Telegonie erklären.

Zunächst und vor allem muß hier darauf hingewiesen werden, daß man zur Zeit DARWINS über den Vorgang der Befruchtung noch ganz irrige Vorstellungen hatte. Man nahm an, daß zahlreiche Spermatozoen in das Ei eindringen und dasselbe befruchten. Jetzt wissen wir, daß die Befruchtung normalerweise aus der Verschmelzung eines Spermiums, bzw. von dessen Kern mit einem Ei, bzw. mit dessen Kern, besteht. Nach der älteren Anschauung hätte man sich allerdings vorstellen können, daß, wenn überhaupt das Sperma, das von einer Begattung herrührt, so lange lebenskräftig bleiben kann, was eben für jeden Fall, für jede Tierart festzustellen wäre, nach einer späteren Begattung durch ein anders beschaffenes Männchen die Eier teilweise durch das alte, teilweise durch das neue Sperma befruchtet würden. Eine solche Vorstellung ist nun gänzlich ausgeschlossen. Wie jedes normale tierische Individuum nur eine Mutter hat, so hat es auch nur einen Vater.

Daß während einer und derselben Ovulationsperiode verschiedene Eier durch Spermien, die von verschiedenen Männchen herrühren, befruchtet werden können, ist eine sicher festgestellte Tatsache. Aber eben nur je ein Ei durch ein Spermium.

Daß Sperma, das von einer Begattung herrührt, sehr lange, sogar jahrelang lebenskräftig bleiben kann, ist ebenso sicher. Ich erinnere nur an die Tacheen, für die ich einwandfrei nachweisen konnte, daß das bei einer Kopulation eingeführte Sperma im *Receptaculum seminis* sogar mehrere Male überwintern und dabei lebens- und befruchtungskräftig bleiben kann. Da sich Begattungen mehrere Male und mit Individuen sehr verschiedener Sippen wiederholen können, so kann die Samentasche älterer Hain- oder Gartenschnecken in der freien Natur unter Umständen eine ihrer Herkunft nach sehr „gemischte Gesellschaft“ von Spermien enthalten und demgemäß auch die aus einem Gelege befruchteter Eier hervorgehende Nachkommenschaft eine recht bunte Multiformität darbieten. Aber mit dem Glauben der Züchter, die eine Rassenhündin für dauernd entwertet halten, wenn sie bei ihrer ersten Brunst von einem erbärmlichen Bastardköter gedeckt wurde, hat diese Erscheinung nicht das geringste zu tun.

Wer sich die Mühe nimmt und den Zeitverlust nicht scheut, auch nur auf einem Gebiet die züchterische Literatur über Telegonie durchzusehen, wird sich ärgern über das Dilettantische und Anekdotenhafte der Kasuistik, deren Fälle fast immer den Stempel der völligen Unzuverlässigkeit deutlich zur Schau tragen, nicht mehr und nicht weniger als die Schaueranekdoten über das Versehen.

Als Kronzeugnis für Telegonie gilt auch heute noch und nicht nur im englischen Sprachgebiet der Fall von Lord MORTONS Stute, zu dessen Berühmtheit der Umstand nicht wenig beigetragen hat, daß ihn auch DARWIN zitierte und anerkannte.

Wir wollen und können uns auf eine Besprechung dieses Falles beschränken.

Der Earl of MORTON hatte vor Jahren einen Quaggahengst (Fig. 60) mit einer jungfräulichen, jungen Fuchsstute („chestnut mare“) von sieben Achtel Araberblut gekreuzt und einen weiblichen Bastard (Fig. 61) erhalten, welcher, als er seinen Bericht schrieb (August 1820) fünf Jahre alt geworden war. Dieser Bastard zeigte sowohl in der Form als in der Farbe sehr deutliche Anzeichen seines gemischten Ursprungs. Die sieben Achtel Araberstute kam dann zu Sir GORE OUSELEY, welcher von ihr aus der Deckung durch einen sehr schönen schwarzen Araberhengst zwei Füllen erhielt, ein weibliches und ein männliches, von denen das erstere, als Lord MORTON es sah (am 11. August 1820), zwei Jahre, das letztere ein Jahr alt war. Beide hatten, schreibt Lord MORTON, den Charakter des Araberschlages so deutlich ausgesprochen, als bei einem fünfzehn Sechzehntel Araberblutpferd erwartet werden kann. Sie sind

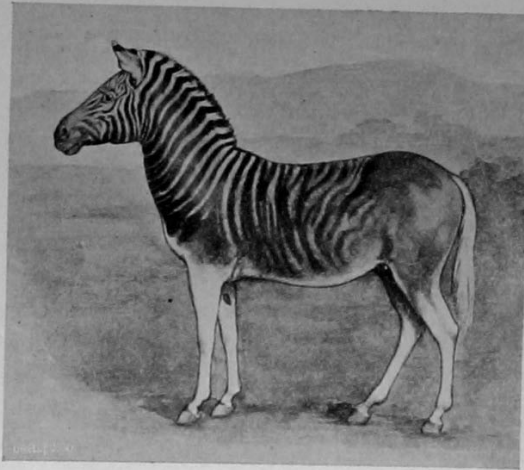


Fig. 60.

Lord MORTONS Quaggahengst. Nach COSSAR EWARTS Reproduktion der Agassesschen Abbildung verkleinert. schöne Exemplare dieser Rasse, aber beide zeigen, sowohl in ihrer Farbe, als im Mähnenhaar, eine auffällige Ähnlichkeit mit dem Quagga (Fig. 62). Ihre Haarfarbe ist hellbraun („bay“), in einer etwas dunkleren Nuance als beim Quagga gezeichnet. Beide zeigen die dunklen Streifen in der

Mittellinie des Rückens, die dunklen Streifen quer auf dem Vorderrücken und die dunklen Binden um den hinteren Teil der Beine. Die Streifen auf dem Vorderrücken sind beim Hengstfüllen auf den Widerrist und den angrenzenden Teil des Nackens beschränkt. Beim Stutenfüllen zeigen sie sich

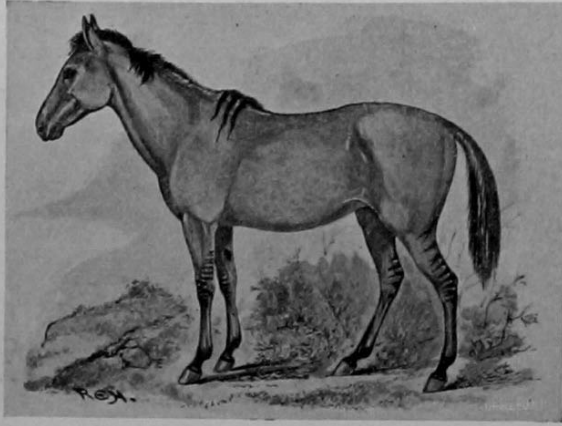


Fig. 61.

Lord MORTONS Bastard von Quaggahengst und arabischer Fuchsstute. Nach J. COSSAR EWARTS Reproduktion der Agasseschen Originalabbildung verkleinert.

nahezu auf dem ganzen Nacken und finden sich auf dem ganzen Rücken bis zu den Weichen. Am Nacken, neben der Mähne, ist die Haarfarbe des Stutenfüllens blaß, annähernd graubraun („dun“), so daß die Streifen sich deutlicher abheben als beim Hengstfüllen. Der nämliche blasse Farbenton tritt auch, aber in geringerem Grade, auf dem Kreuz („rump“) auf. Auch in dieser blässeren Färbung liegt eine Annäherung an das Quagga. Der Zustand des Haarkleides der von der Weide kommenden Tiere erlaubt nicht festzustellen, ob sie die für das Quagga charakteristischen Flecken auf dem Kreuz, die dunklen Fesseln oder die schmalen Streifen am Vorderkopf besitzen. Von der dem Bauch entlang laufenden dunklen Linie ist nichts zu sehen und auch nichts von den weißen Büscheln („tufts“) zu beiden

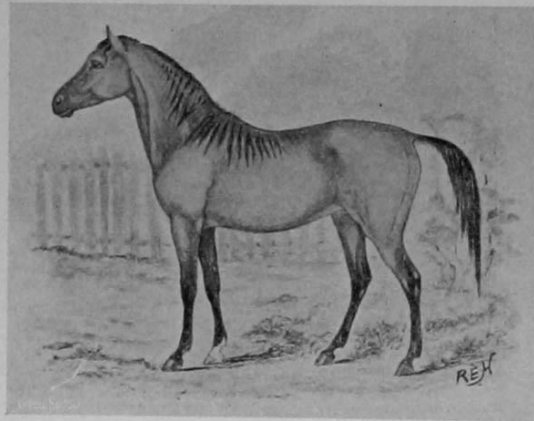


Fig. 62.

Seiten der Mähne. Bei beiden ist die Mähne schwarz. Diejenige des weiblichen Füllens ist kurz, steif und steht aufrecht, und Sir GORE OUSELEYS Stallknecht sagte, daß das nie anders gewesen sei. Die Mähne des Hengstfüllens ist lang, aber so steif, daß sie zuerst aufsteigt, bevor sie frei zu Seiten des Nackens herabfällt. Hierin gleicht sie derjenigen des Quagga-bastardes. Das ist um so auffälliger, als beim arabischen Pferde die Mähne schlaffer und dem Nacken enger anliegend herunterhängt, als bei den meisten anderen Schlägen. Die Querbinden an den Füßen sind sowohl beim Quaggabastard als bei den beiden Füllen schärfer ausgeprägt als an den Beinen des Quaggas, wo sie sehr wenig deutlich sind. Und obschon der Bastard verschiedene Quaggamerkmale aufweist, welche die beiden reinen Araberfüllen nicht besitzen, so sind doch die auffälligsten, nämlich die Streifen auf dem Vorderrücken, bei ihm weniger zahlreich und weniger deutlich als bei den Füllen.

In einer Nachschrift sagt Dr. W. H. WOLLASTON, Präsident der Royal Society, er habe die Mutterstute, den Araberhengst und die beiden Füllen selbst gesehen und könne bezeugen, wie korrekt die Beschreibung Lord MORTONS sei¹⁾.

¹⁾ Wir haben hier mit Absicht Lord MORTONS Bericht sehr ausführlich und genau nach dem Original wiedergegeben. Die Angaben darüber in der Literatur sind vielfach sehr ungenau und un-

Prof. J. COSSAR EWART von der Universität Edinburgh, eine Autorität auf dem Gebiete der Tierzucht, der über ausgedehnte eigene Erfahrungen namentlich in der Pferdezucht und über Kreuzungszuchten des Pferdes mit dem Zebra, Quagga usw. verfügt, hat den Fall von Lord MORTONS Stute nach verschiedenen Richtungen hin einer eingehenden Nachprüfung unterzogen und über deren Resultate 1899 und 1900 ausführlich Bericht erstattet:

Nach EWART darf man schon die Versicherung des Stallknechtes, daß bei dem einen nachgeborenen Hengstfüllen die Mähne dauernd aufgerichtet, bei dem anderen überhängend war, nicht so ohne weiteres hinnehmen. Er, EWART, hat überhaupt noch keinen Zebroiden, so nennt man die Zebrabastarde, gesehen, bei welchem die Mähne immer steif und aufrecht stand. Sie wird höchstens während des Sommers aufrecht getragen. Auch bei Lord MORTONS Quagga-Pferdebastard war die Mähne frei überhängend. EWART macht ferner darauf aufmerksam, daß bei den Equiden immer eine Beziehung zwischen der Mähne und dem Schweif besteht. Nun sagt Lord MORTON von den nachgeborenen Füllen: Sie zeigen den Charakter des Araberschlages so ausgesprochen, wie nur immer zu erwarten ist, wenn fünfzehn Sechzehntel des Blutes Araberblut ist, und sie sind schöne Vertreter dieser Rasse. Davon, daß der Schweif demjenigen eines Quaggas oder eines Maultieres ähnlich sei, wird nichts gesagt, und in der von AGASSE angefertigten Zeichnung sieht er in jeder Beziehung wie derjenige eines typischen arabischen Pferdes aus. Das Vorkommen einer Zebramähne zusammen mit einem Araberschwanz muß aber als zum mindesten sehr unwahrscheinlich gelten.

Die Frage der Mähne ist tatsächlich dadurch entschieden worden, daß EWART im Museum des College of Surgeons, Lincolns Inn, London, die von AGASSE ausgeführten Originalzeichnungen des Quaggas (Fig. 60), des Quaggabastardes (Fig. 61), der beiden Füllen und ihrer beiden Eltern auffand. Die Abbildung der Füllen zeigt die Mähne überhängend und straft so die Angabe des Stallknechtes Lügen (Fig. 62).

Was die gelblichbraune Farbe anbetrifft und die Streifung, so hebt EWART mit Nachdruck hervor, daß diese Merkmale gelegentlich auch bei Füllen rein-gezüchteter Araber auftreten. Auch SETTEGAST (Die Züchtungslehre, 5. Aufl., 1888, S. 245), welcher verkleinerte Reproduktionen der AGASSESchen Abbildungen gesehen hat, mißt den Zebramerkmale geringe Bedeutung bei: „Man ersieht aus ihnen (den Abbildungen), daß die dunklen Streifen am Halse, Widerrist und den Beinen nichts weniger als auffallend sind. Übrigens zeigt das Äußere der Tiere unverkennbar das arabische Blut, und auch die lebhafteste Phantasie würde darin keine Ähnlichkeit mit den Formen des Quagga herauszufinden vermögen.“ „Die Fälle sind gar nicht so selten, in denen Füllen mit streifigen Zeichnungen, welche an Quagga- oder Zebrastreifen erinnern, geboren werden.“

Von seiner eigenen ausgedehnten Erfahrung sprechend, sagt EWART, daß ihm nie ein Fall von Telegonie begegnet sei. Wir begnügen uns, auf einige seiner

vollständig. Besonders EWARTS Resumé ist so unexakt, daß man annehmen muß, die Originalmitteilung sei ihm unbekannt geblieben. Natürlich ist DARWINS kurzes Referat vollkommen zutreffend.

Erfahrungen mit Zebroiden hinzuweisen. Zehn Pferdestuten hatten Gelegenheit, sich mit einem Burchell-Zebra zu „infizieren“. Es hat sich aber bei ihren nachgeborenen reinen Pferdefüllen keine Spur einer Zebrainfektion gezeigt. EWART belegt seine Angaben durch eine Reihe von Photographien. Zum Schlusse zeigt EWART eindringlich, wie viele der Lieblingsglaubensartikel der Züchter auf Sand gebaut sind. Das Wunder ist das, daß der Glaube an die „Infektion“, das Versehen und Derartiges, sich so lange hat erhalten können, daß man die MORTONsche Hypothese auch gar nicht nachgeprüft hat. Die Züchter haben faktisch bisher gar nichts getan, um ihre Glaubenssätze durch systematische Zuchtversuche auf eine befriedigende Basis zu stellen. Das ist aber, sagt EWART, nicht überraschend. Das stimmt ganz, meint er, mit dem mittelalterlichen Geist, der sich in England überall zeigt, wenn es sich darum handelt, wissenschaftliche Methoden anzuwenden. Auf dem Kontinent, speziell in Deutschland, sei die Haltung Englands unverständlich! Ob da EWART nicht glühende Kohlen . . .

Sei dem, wie ihm wolle, wir benutzen gerne die Gelegenheit, um zwei der berufendsten deutschen Autoren zu zitieren, welche den Mut hatten, den Aberglauben scharf zu brandmarken.

SETTEGAST sagt (1888, S. 249): „Sie (die Infektionstheorie) zerfließt vor unserem kritischen Blick wie ein Bild der Phantasie, zumal, wenn man ungetrübten Auges das reiche Feld der Erfahrungen praktischer Züchter überschaut und nun wahrnimmt, daß in tausenden und abertausenden Fällen, wo nach den Ausführungen jener Theorie eine Infektion der Muttertiere unausbleiblich hätte eintreten müssen, auch nicht die leiseste Andeutung davon wahrgenommen worden ist.“ — Und SIMON VON NATHUSIUS sagt in seiner „Pferdezucht“ 1902, S. 127 von der Infektion: „Es ist mir geradezu unerfindlich, wie eine so widersinnige Theorie, deren Unhaltbarkeit täglich nachgewiesen werden kann, sich so lange halten kann.“

XLVI. Vererbung erworbener Eigenschaften.

Wir haben es nur mit der experimentellen Seite dieses unendlich viel diskutierten Problems zu tun. Die Frage in allgemeiner Fassung ist die: Treten bestimmte, definierbare Eigenschaften, die nachweislich durch irgendeinen Reiz experimentell am Soma, am Personalteil des Individuums, als Neubildungen (Atavismen oder erbliche Einstellungen müssen ausgeschlossen sein) hervorgebracht wurden, in zweifelloser Bestimmtheit, wenn auch vielleicht etwas geschwächt, in alternierenden oder in allen aufeinanderfolgenden Nachkommengenerationen, in einem Teil oder in der Totalität der Individuen jeder Generation wieder auf, so daß wir annehmen müssen, die genotypische Grundlage sei verändert worden?

SEMON (1910) formuliert das Problem so: „Läßt sich unter günstigen Umständen eine Vererbung von bei der Elterngeneration erfolgten und (besondere Ausnahmefälle abgerechnet) auch äußerlich in Erscheinung getretenen Reiz- bzw. Erregungswirkungen nachweisen, die sich entweder durch das spontane Wiederauftreten der betreffenden Reaktionen (Bildungs- oder Betätigungsvorgänge) oder

wenigstens durch das Bestehen einer gesteigerten Disposition für ihr Wiederauftreten bei der Deszendenz manifestiert?“

Wird diese Hauptfrage bejaht, so sind nun offenbar, das geht aus der ganzen geführten Diskussion mit überzeugender Deutlichkeit hervor, wieder zwei speziellere Fragen zu stellen.

Hat der Reiz, welcher am Soma z. B. eine streng lokalisierte und streng determinierte Eigenschaft neu geschaffen hat, die Erblichkeit (genotypische Veränderung) indirekt auf dem Umweg durch das Soma hervorgerufen, dadurch, daß die somatische Neubildung in irgendeiner Weise eine gleichsinnige Veränderung in den Anlagen der Gameten hervorrief, daß sich also gewissermaßen das neue Merkmal in den Geschlechtszellen abbildete (Übertragungs- oder Abbildungstheorie)? Oder hat der Reiz direkt auf die Gameten eingewirkt? Im ersteren Fall hätten wir es mit einer somatogenen Vererbung erworbener Eigenschaften zu tun, im letzteren Falle mit einer gametogenen oder blastogenen. Im ersteren Falle würden nach PLATES Terminologie Leitungsreize, im letzteren Simultanreize die erbliche Veränderung hervorrufen, oder es würde nach DETTOS Terminologie im ersteren Falle eine somatische Induktion, im letzteren Falle eine parallele Induktion zu konstatieren sein.

Die möglichen Mechanismen bei der Vererbung erworbener Eigenschaften haben E. FISCHER und H. E. ZIEGLER (1910) durch schematische Figuren erläutert. Fig. 63 zeigt uns die Veränderung des Somas (hier der Flügel) durch äußere Einwirkung und nachherige Weiterleitung der äußeren Reizwirkung vom Soma (Flügel) zu den Keimdrüsen. Sogenannte somatische Induktion. Fig. 64:

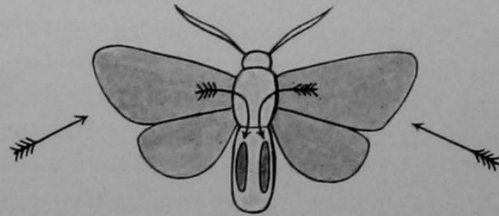


Fig. 63.

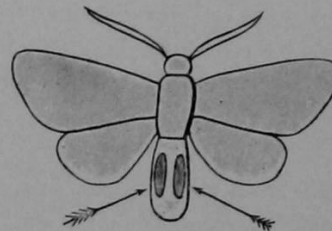


Fig. 64.

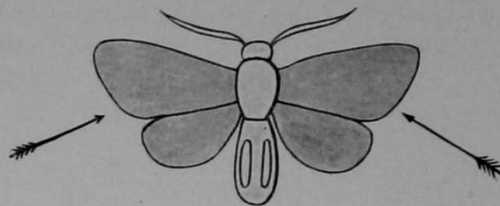


Fig. 65.

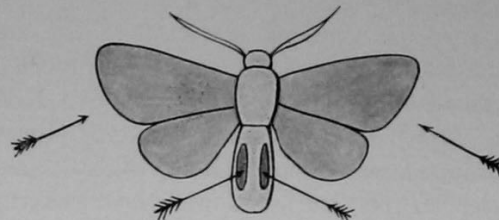


Fig. 66.

Zu Fig. 63—66. Vererbung erworbener Eigenschaften. 4 Schemata nach E. FISCHER (Zürich) und H. E. ZIEGLER. Erklärung im Text.

Der äußere Reiz trifft oder verändert wenigstens nur die Keimzellen, nicht auch das Soma. Ausschließliche und direkte erbliche Beeinflussung der Keimzellen. Fig. 65: Der äußere Reiz trifft oder verändert wenigstens bloß das Soma (hier den Flügel); die Keimzellen werden nicht erreicht oder wenigstens nicht beeinflusst. Fig. 66 zeigt uns die gleichzeitige Beeinflussung des Somas und der Keimzellen durch denselben Reiz (Parallelinduktion). — Hinsichtlich der Reizleitung kommen nun noch verschiedene Möglichkeiten in Betracht. Die Reize können als solche direkt zu den Organen und zu den Keimdrüsen gelangen. Physikalische Reizleitung. Wärme, Licht usw. beeinflussen direkt das Soma und die Keimzellen. Oder es werden die Reize durch irgendwelche Reizpforten (Sinnesorgane) des Körpers aufgenommen und energetisch transformiert, bevor sie an den Organen resp. Keimzellen Veränderungen hervorrufen. Somatisch-physiologische Reizleitung. Von dieser wissen wir nur, daß sie wenigstens eine Strecke weit, von der Eingangspforte an, nervöser

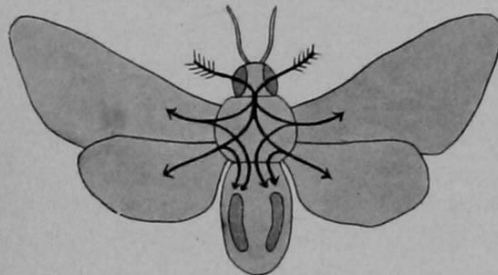


Fig. 67.

Vererbung erworbener Eigenschaften. Physiologisch-somatische Abbildungsinduktion. Originalschema.

Natur ist. Ihr weiterer Verlauf ist uns unbekannt. Es kann sich möglicherweise in einzelnen Fällen um eine relativ einfache Reaktion handeln. Man kann sich z. B. vorstellen, daß der in Nerven-erregung transformierte Originalreiz zu vermehrter oder verminderter oder veränderter Hormonenbildung führt, und daß die veränderten Hormone auf die Organe resp. die Keimzellen einwirken. Es mag aber auch die physiologisch-somatische Reizleitung eine viel kompliziertere sein, aus einer langen

Kette von Reaktionen bestehen. Unter allen Umständen ist bei der somatischen Induktion die Reizleitung vom veränderten Organ (das ja möglicherweise direkt physikalisch beeinflusst wurde) zu den Keimzellen eine physiologisch-somatische.

Treten die wirksamen Reize nur durch die Sinnespforten (wie z. B. in KAMMERERS *Salamandraversuch* das Licht seiner Ansicht nach nur durch die Augen) in den Körper ein¹⁾ und wirken sie engraphisch, d. h. verändern sie die genotypische Konstitution der Keimzellen, so kann der in diesem Falle physiologisch-somatische Reizweg offenbar wiederum ein dreifacher sein. Er kann zunächst das Soma beeinflussen und an ihm Veränderungen hervorrufen. Erst vom veränderten Soma aus werden neue Reize auf somatisch-physiologischem Wege zu den Keimzellen geleitet (Fig. 67). Diese „Abbildungsinduktion“, die wir durch das Schema Fig. 67 veranschaulichen, entspricht vielleicht der gewöhnlichen Auffassung vom Mechanismus der Vererbung erworbener Eigenschaften. So verläuft, nimmt man an, die somatische Induktion. Demgegenüber ist aber auch die andere Möglichkeit, die uns sogar näher zu liegen scheint, zu betonen, die nämlich, daß der durch die Sinnespforten eintretende

¹⁾ Siehe die Anmerkung S. 198.

Reiz auf somatisch-physiologischer Bahn gleichzeitig, oder doch unabhängig, sowohl das Soma als auch die Keimzellen beeinflußt. Somatisch-physiologische Parallelinduktion. Fig. 68. Man kann sich z. B. vorstellen, daß ein durch Sinnesporten eintretender Reiz, in nervöse Erregung umgewandelt, die Absonderung veränderter Hormone veranlaßt, welche nun einerseits Teile des Somas (wenn sie sensibel sind), andererseits die Keimzellen (in ihrer sensiblen Periode) beeinflussen und deren genotypische Konstitution verändern. Es ist selbstverständlich, daß die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, daß ein Reiz auf somatisch-physiologischem Wege nur an den Keimzellen oder nur an somatischen Körperteilen Veränderungen herbeiführt.

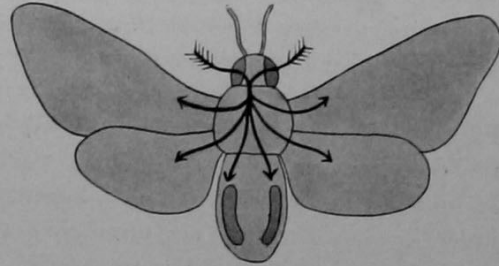


Fig. 68.

Vererbung erworbener Eigenschaften. Physiologisch-somatische Parallelinduktion. Originalschema.

Hinsichtlich der reizphysiologischen Bedingungen einer eventuellen somatogenen Vererbung, bei der eine Induktion der mit dem Soma protoplasmatisch (oder nach unserer Meinung auch durch die Körperflüssigkeiten) verbundenen Keimzellen durch im Soma ausgelöste Erregungen vollzogen wird, können wir mit SEMON (1911) folgende Modalitäten der Auslösung von Erregungen des Somas unterscheiden.

a) Unmittelbar von außen auf das Soma wirkende, physikalische oder chemische Reize (durch äußere Reize ausgelöste Induktion);

b) Auslösung durch die mit der Funktion der Teile verbundenen Erregungsabläufe (funktionelle Induktion). Z. B. vermehrte oder verminderte Bildung von Hormonen infolge vermehrter oder verminderter spezifischer Erregung der sie absondernden Drüsen, Herabsetzung der funktionellen Inanspruchnahme von Schweißdrüsen bei dauernd herabgesetzter Temperatur, und infolgedessen herabgesetzte Abgabe von diesen Organen ausgehender, funktioneller Erregungen an die reizbare Substanz des Somas und der Keimzellen.

c) Auslösung durch Erregungen, die bedingt sind durch das bloße Vorhandensein der Teile im Organismus im Sinne der „Positionsreize“ der Entwicklungsphysiologen. SEMON nennt diese Erregungen morphogene und spricht von einer eventuell vorhandenen morphogenen Induktion. Diese dürfte wohl von den drei Induktionsformen die schwächste sein.

Zwei Dinge dürfen ferner bei Beurteilung der ganzen Frage nicht außer acht gelassen werden. Nämlich erstens: Wenn ein Reiz eine Neubildung hervorruft, so tut er dies nicht dadurch, daß er ein schon fertig entwickeltes „erwachsenes“ Merkmal verändert, sondern dadurch, daß er die Entwicklung eines Merkmals in neue Bahnen lenkt. Der Reiz muß während der sensiblen Bildungsperiode einwirken. Daß sich diese vom befruchteten Ei bis auf späte Stadien der Entwicklung erstrecken kann, ist bekannt. Dann

aber darf man noch einen Schritt weiter gehen und sich fragen, ob nicht die Annahme sich geradezu aufdrängt, daß die sensible Periode schon vor der Befruchtung, schon bei den Gameten vorhanden ist.

Diese Überlegung berührt sich mit dem zweiten Punkt. Die Forschungsergebnisse drängen immer mächtiger zu der Annahme von der Wesensgleichheit, der genotypischen Übereinstimmung der Körperzellen, wenigstens der noch nicht ganz spezialisierten, einerseits, und der Fortpflanzungszellen andererseits.

Bei der Beurteilung der Streitfrage, ob somatogene Vererbung erworbener Eigenschaften (somatische Induktion) oder blastogene (Parallelinduktion), ist es für den Experimentator zunächst völlig irrelevant, ob wir uns eine somatische Induktion überhaupt vorstellen können oder nicht. Tausend Dinge, die unserer beschränkten Einsicht als unmöglich erschienen, haben sich eben doch als tatsächlich sich ereignend herausgestellt.

Es kommt vielmehr auf die richtige Fragestellung und eine Disposition der Versuche an, welche die Fehlerquellen ausschließt. In dieser Beziehung sind fast alle Versuche über Vererbung erworbener Eigenschaften sehr zu beanstanden.

Der klassische STANDFUSSsche Vererbungsversuch (1897 angestellt). STANDFUSS benutzte für seinen Versuch melanistische Aberrationen des kleinen Fuchses, *Vanessa urticae* L., die er durch Einwirkung von Temperaturen unter 0° auf das (sensible) Puppenstadium erhalten hatte. Von 8231 dem Reiz ausgesetzten Puppen hatten nur 32 Männchen und 10 Weibchen das stark aberrative Kleid ausgebildet. Alle aberrativen Männchen waren extrem melanistisch, dagegen von den aberrativen 10 Weibchen nur 2, von denen eines vorzeitig den Tod fand. Die Ergebnisse der ohne erneute Einwirkung des extremen Temperaturreizes, unter normalen Temperaturverhältnissen erfolgten Zucht dieser auf experimentellem Wege hervorgerufenen Aberrationen, faßt STANDFUSS wie folgt zusammen:

Zwei von den zehn aberrativen Weibchen dürften keine Brut geliefert haben. Sieben Paare (darunter nicht das extrem aberrative Weibchen) lieferten eine Nachkommenschaft, die durchweg zur Normalform zurückschlug. Ein achttes Paar (ein extrem aberratives Männchen und das extrem aberrative Weibchen), von dem im ganzen auch nur 43 Falter erhalten wurden, lieferte ein Individuum, welches weit, und drei fernere, welche weniger weit und zwar sämtlich der Hauptsache nach im Sinne des elterlichen Typus, von der Normalform abwichen. Diese vier abweichenden Individuen sind sämtlich Männchen. Leider haben die Zuchten sehr stark unter Flacherie gelitten.

Eine Weiterzucht der vier abweichenden Männchen etwa durch Rückkreuzung mit normalen Weibchen oder durch Kreuzung mit experimentell aberrativ gemachten Weibchen wurde nicht ausgeführt. Die Angabe, der man hin und wieder begegnet, STANDFUSS habe durch Einwirkung äußerer Faktoren eine neue Rasse hervorgebracht, ist also irreleitend. STANDFUSS versichert, daß Individuen, wie die vier hier aus der Brut anormaler Eltern erhaltenen, selbst unter ungezählten Tausenden von Tieren aus normaler Abstammung, die unter ganz denselben Verhältnissen heranwachsen, niemals auftreten.

Noch günstigere Resultate erhielt 1899–1900 E. FISCHER (Zürich). Er ex-

perimentierte mit dem Bärenspinner *Arctia caja* L. Von 102 Puppen wurden 54 stets bei gewöhnlicher Temperatur belassen (Versuch A), die anderen 48 dagegen einer intermittierenden Kälte von ca. -8°C wiederholt ausgesetzt (Versuch B). Es ergab sich folgendes Resultat. Versuch A ergab normale Falter (Fig. 69 A). Versuch B. Von den 48 auf -8°C abgekühlten Puppen starben sieben. Aus den übrigen 41 schlüpften im Laufe von 7 Tagen Falter, von denen die meisten in verschiedenen Abstufungen, die einen mehr in dieser, die anderen mehr in jener Flügelpartie aberrativ verändert waren. Es bestand diese aberrative Veränderung in einer Vergrößerung der dunklen Flecken, so daß diese bei einigen männlichen Exemplaren sogar zusammenflossen (Fig. 69 B). FISCHER paarte nun eines dieser stark aberrativen Männchen mit einem etwas weniger abweichenden Weibchen. Die sich ergebende Brut wurde bei gewöhnlicher Temperatur aufgezogen. Es wurden 173 Puppen erhalten, und nach ca. 25tägiger Puppenruhe begann das Ausschlüpfen. Anfänglich erschien eine Menge ganz normaler Falter, und erst unter den zuletzt schlüpfenden traten 17 aberrative Exemplare auf, die in der Tat ganz im Sinne der Eltern verändert waren (Fig. 69 C) und in zwei Stücken dem elterlichen Männchen sogar sehr nahe kamen. — Vergl. auch Taf. III, Fig. 1—6.

Zu ähnlichen Ergebnissen wie STANDFUSS und FISCHER gelangte SCHRÖDER (1903), welcher mit experimentell melanistisch gemachten Exemplaren von *Abraxas grossulariata* Vererbungsversuche anstellte. Von den unter normalen Temperaturverhältnissen aufgezogenen Nachkommen zeigten manche eine melanistische Verfärbung, die aber nicht so weit ging, wie bei den aberrativen Eltern.

Zum Zwecke des Nachweises der Erbllichkeit erworbener Eigenschaften hat R. SEMON 1905 sinnreich erdachte Versuche über die Erbllichkeit der tagesperiodischen Blattbewegungen angestellt. Er experimentierte mit *Albizzia* (*Acacia*) *lophanta*. Keimlinge dieser Pflanze, die er bei vollkommener Dunkelheit aus Samen gezogen hatte, wurden intermittierender künstlicher Beleuchtung und Verdunkelung ausgesetzt, und zwar wurde in einer Reihe von Fällen ein 6stündiger, in einer anderen ein 24stündiger Turnus gewählt. Wurde nach mehrwöchiger Einwirkung dieser Belichtungsart mit der intermittierenden Beleuchtung aufgehört und die Pflanzen entweder in dauernder Helligkeit oder in dauernder Dunkelheit gelassen, so setzten sie eine Zeitlang ihre Blattbewegungen fort, aber nicht in dem Turnus, den SEMON zu induzieren versucht hatte, also nicht in 6- bzw. 24stündigen, sondern in 12stündigen Intervallen, ob-

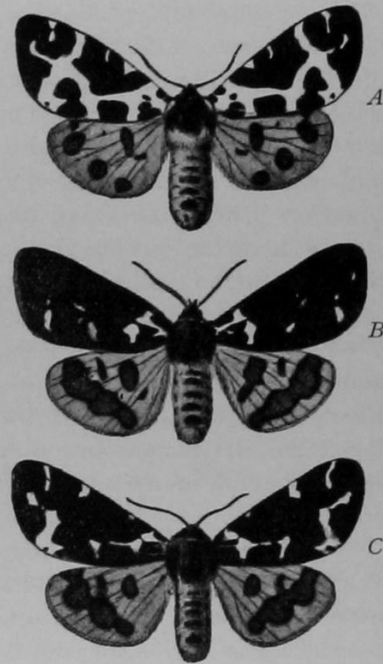


Fig. 69 A B C.

Der Bärenspinner, *Arctia caja*. A normal, B Puppe auf -8°C abgekühlt, C Nachkomme von B, als Puppe nicht abgekühlt.

Nach E. FISCHER.

wohl die Pflanze in ihrem individuellen Leben niemals einem in diesem Zeitmaß ablaufenden Wechsel von Originalreizen (photischer oder thermischer Natur) ausgesetzt worden war. Nach SEMON ist damit bewiesen, daß der *Albizzia lophanta* die Tendenz zu diesem 12stündigen Turnus angeboren ist, daß die 24stündige Periodizität eine historisch gegebene, ererbte Eigentümlichkeit der Pflanze ist, daß aber die auf die Vorfahren der Pflanze seit undenklicher Zeit regelmäßig erfolgte Einwirkung der Tagesperiode auf die Pflanze eine erbliche Wirkung ausgeübt hat.

WEISMANN (1906) hat gegen die SEMONSche Deutung geltend gemacht, daß die tagesperiodischen Schlafbewegungen, bzw. die somatischen Grundlagen derselben, als nützliche Erscheinungen durch natürliche Selektion gezüchtet werden konnten, und daß man nicht direkte Einwirkung der wechselnden Tageszeiten und erbliche Übertragung der dadurch bewirkten Veränderungen anzunehmen brauche. Dieser Einwand dürfte, wie SEMON zeigte, hinfällig sein, da wohl die spezifische Reaktionsfähigkeit gegen Licht zweifellos als nützliche Erscheinung Selektionswert besaß, die Disposition, diese Reaktion in einer 24stündigen Periode auszuführen, dagegen nicht, denn offenbar genügt der Pflanze bei dem regelmäßigen Wechsel von Tag und Nacht schon die erstere Fähigkeit für sich ganz allein. Von anderen Gesichtspunkten aus, indem er die Erbllichkeit der tagesrhythmischen Bewegungen leugnet, ist PFEFFER, der auf dem Gebiete zweifellos kompetenteste Beurteiler, der SEMONSchen Auffassung entgegengetreten. Es handelt sich um sehr schwierige pflanzenphysiologische Fragen, in denen ich selbst mir kein Urteil erlauben darf.

Sehr schöne und wichtige Untersuchungen „über Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen“ hat KAMMERER (1907) zuerst an unseren Erdsalamandern *Salamandra maculosa* und *atra* angestellt, wenn sie auch wohl für gewisse Auffassungen nicht die Beweiskraft besitzen, die ihnen KAMMERER neuerdings im Anschluß an SEMON beimißt.

Ich halte mich eng an das eigene Referat des Verfassers. *Salamandra maculosa* gebiert speziell in bergigen Regionen 14–72 Larven von durchschnittlich 25 mm Länge, die durch Kiemen, Ruderschwanz und glatte Haut dem Wasserleben angepaßt sind, auch tatsächlich ins Wasser abgesetzt werden und sich dort mehrere Monate aufhalten, bis sie ihre Larvencharaktere resorbieren, Lungen und drüsige Haut bekommen und endlich als Vollsalamander ans Land gehen. Manchmal, besonders im Tiefland, sind jene Larven, obwohl schon vierbeinig, bei der Geburt noch von der Eimembran umschlossen, welche sie aber durch eigene Muskeltätigkeit binnen wenigen Minuten zerreißen.

Salamandra atra gebiert nur 2 Junge, aus jedem Uterus eines, die ihre ganze Larvenentwicklung im Mutterleibe absolvieren, bei ihrer Geburt also schon vollkommen ausgebildete, lungenatmende Landtiere, „Vollmolche“, sind; jedoch ist hervorzuheben, daß auch bei der Ovulation von *atra* sich ebensoviele Eier, wie bei *maculosa* vom Ovarium loslösen, nur entwickeln sie sich nicht weiter, sondern zerfließen zu einem Dotterbrei, von dem die bevorzugten, sehr lange im Uterus verweilenden Föten sich ernähren.

Atra ist eine Gebirgsform, die nur bis 800 m ins Tal hinuntersteigt, während *maculosa* nur bis 1200 m in die Höhe steigt. Wichtig ist nun die Tatsache, daß bei *maculosa* die Embryonen ihre intrauterine Brutzeit um so mehr verlängern, je höher im Gebirge sie vorkommen. Es werden immer weniger Larven auf einem immer vorgerückteren Stadium geboren, und die Zahl der Abortiveier- und -embryonen nimmt fortschreitend zu.

Umgekehrt verkürzt sich bei *atra* die Zeit, die der Fötus im Uterus zubringt, in dem Maße, als sie in tieferen Lagen vorkommt. Die Jungen werden nicht als Vollmolche geboren, sondern zeigen noch Kiemenstummel, und es können dann etwas mehr als zwei Junge geboren werden.

KAMMERER vermochte nun durch mechanische Einflüsse (Abmassieren), Temperaturerhöhung und Wasserüberfluß (Gewährung großer Wasserbecken, nasse Umgebung) — durch jeden dieser Faktoren allein, gleichwie durch alle kombiniert — den Zeitpunkt der Geburten zu beschleunigen, durch niedrige Temperatur und Wassermangel (Entzug des Wasserbeckens, den Salamandern gerade noch erträgliches Feuchtigkeitsminimum der Umgebung) zu verzögern. Wirken die experimentellen Bedingungen durch mehrere Trächtigkeitsperioden ununterbrochen auf die Zuchttiere ein, so wird die Veränderung nicht allein verstärkt, sondern auch derart zur Gewohnheit, daß nach Erreichung der Extreme die Faktoren minder streng sein dürfen, ohne daß gleich wieder ein Zurücksinken in die ursprüngliche Fortpflanzungsart herbeigeführt wird.

Man erhält so *maculosa*-Weibchen, welche habituell ovipar sind: Eier von 8,5–9 mm Durchmesser, die einer Nachreife von 9–16 Tagen bedürfen, und aus denen die erst mit Vorderbeinen versehenen, 12–15 mm langen Larven nicht durch ihre eigene Muskeltätigkeit, sondern passiv durch Hüllenmazeration frei werden; ferner *maculosa*-Weibchen, welche auf verschiedensten Entwicklungsstufen stehende Larven gebären; endlich *maculosa*-Weibchen, welche Vollsalamander gebären wie *atra* und zwar nur 2–7 an der Zahl, 39–43 mm lang und von fast schwarzer Farbe, welche Jungen, ebenfalls ganz wie diejenigen von *atra*, den von den übrigen Eiern gebildeten Speisebrei verzehren.

Man erhält des weiteren *atra*-Weibchen, welche vollmolchgebärend bleiben wie im Naturzustande, außerdem aber *atra*-Weibchen, die habituell 35–45 mm lange Larven ins Wasser gebären, und zwar in einer die normale Zwei übersteigenden Zahl (3–9).

KAMMERER gelang es nun in zwei Versuchsreihen — die Zuchtversuche sind außerordentlich mühselig, und es dauert 3½ Jahre von der Geburt an gerechnet, bis die Tiere geschlechtsreif werden — die Nachkommen künstlich beeinflusster Molche großzuziehen.

Er zog 1. geschlechtsreife Nachkommenschaft von infolge Wassermangels als Vollsalamander geborenen *maculosa* (♀ und ♂ der gleichen Versuchskategorie) und 2. fortpflanzungsfähige Nachkommenschaft von infolge Wasserüberfluß als Larven geborenen *atra*.

Dieses Zuchtmaterial unterwarf KAMMERER in zwei Parallelreihen zweifach verschiedenen Experimentalbedingungen.

Eine erste Reihe wurde den nämlichen experimentellen Einwirkungen unterworfen, denen die Eltern unterworfen worden waren.

Die Tiere der zweiten Reihe wurden unter den normalen Verhältnissen der freien Natur gehalten.

Bei den Tieren der ersten Reihe trat die Veränderung sofort gleichstark oder sogar der Elterngeneration gegenüber verstärkt auf, während diese sich doch erst allmählich den neuen Modus hatte aneignen müssen.

Ohne Fortdauer der Versuchsbedingungen, die schon auf die Eltern eingewirkt hatten, wenn die Tiere also unter ihren natürlichen Verhältnissen gehalten wurden, gebaren

1. Die infolge Wasserreichtum als Larven geborenen *atra* unter Benutzung des Wasserbeckens zum Geburtsakt abermals Larven, und zwar 3—5 von 21 bis 40 mm Totallänge und von vornherein guter Adaptation ans Wasserleben, eine davon nach ihrer Metamorphose gelb gesprenkelt.

2. Die infolge Wasserarmut als Vollsalamander geborenen *maculosa* in den bisher erzielten Fällen stets Larven, die aber den normal geborenen in bezug auf das Entwicklungsstadium weit voraus waren, um so mehr, je kürzere Zeit verstrichen war zwischen der Rückversetzung in primäre natürliche Bedingungen und der Geburt.

Hinsichtlich der theoretischen Wertung dieser Versuchsergebnisse teile ich die Bedenken, welche schon PLATE (1908) mit Bezug auf die Auffassung geäußert hat, daß dem Organismus wirklich neue Eigenschaften aufgeprägt worden seien, die sodann auf seine Nachkommen übertragen wurden. Das Verhalten der beiden Salamanderarten auf den gemeinsamen Grenzgebieten gibt der Vermutung Raum, daß es vorhandene, aber in der Regel verborgen bleibende Anlagen sind, welche durch die veränderten natürlichen oder experimentellen Bedingungen bloß reaktiviert werden und nachwirken. Es handelt sich um eine transgressive adaequate Modifikabilität beider Arten, um regulierbare Ökologismen im Sinne DETTOS, nicht um direkte Anpassungen. *Atra* und *maculosa* sind nahe verwandte Formen, und es ist nicht unwahrscheinlich, daß sie in erdgeschichtlich verhältnismäßig nicht weit zurückliegender Zeit aus einer gemeinsamen Stammform nach divergierenden Seiten hervorgegangen sind. Nehmen wir an, daß die Stammform mit Bezug auf das Fortpflanzungsgeschäft und die Brutpflege etwa in ähnlicher Weise polytropisch regulierbar war, wie *Polygonum amphibium* mit Bezug auf die Blattform, so können wir — wenn wir zunächst von den anderen Artunterschieden absehen — annehmen, die beiden Arten seien durch Einschränkungen der Einstellungen auf dem gemeinsamen Grenzgebiete entstanden, indem *atra* die extremen Ökologismen nach der *maculosa*-Seite und *maculosa* die extremen Ökologismen nach der *atra*-Seite verlor, wobei die ökologische Modifikationsbreite beider Arten immerhin noch eine stark transgressive blieb.

Alle bis jetzt erwähnten experimentellen Untersuchungen über Vererbung erworbener Eigenschaften, so bedeutungsvoll sie auch an sich sind, lassen die Frage unentschieden, ob die experimentellen Einflüsse, auch wenn wir annehmen wollen (was nichts weniger als sicher ist), daß sie neue Erscheinungen hervor-

gerufen haben, durch somatische Induktion oder durch parallele Induktion, durch gleichzeitige Einwirkung auf die Gonocyten, gewirkt haben. Die Versuchsdispositionen sind, wie übrigens FISCHER und KAMMERER selbst zugaben, nicht derartig, daß sie diese Frage einwandfrei entscheiden, und FISCHER erklärt sich sogar für die Annahme der Parallelinduktion. Der wirksamste Faktor, Temperatureinfluß, ist ein Agens, das zweifellos, zumal bei wechselwarmen Tieren und Pflanzen, mit Leichtigkeit bis zu den Keimzellen vordringt. Daß die anderen Faktoren, wie Licht, Feuchtigkeit, das „Keimplasma“ direkt oder indirekt beeinflussen können, ist durchaus nicht ausgeschlossen. Wir dürfen vielleicht hier an das tagesrhythmische Gebahren der Vogelhämaproteus nach den Untersuchungen von SCHAUDINN erinnern, die während des Tages an den roten Blutkörperchen in Form von Halteridien schmarotzen und während der Nacht als Trypanosomen im Blute schwimmen. Jedenfalls müßte durch Untersuchungen erst festgestellt werden, daß die experimentellen Einflüsse die Gonocyten nicht erreichen oder nicht beeinflussen.

Meines Wissens hat nur ein Experimentator nach dieser Richtung einwandfreie Untersuchungen angestellt. Es ist WILLIAM LAWRENCE TOWER in Chicago. In einem großen Werke berichtet dieser Forscher (1906) über seine durch umfassende Beobachtungen wie durch klare Fragestellung und vortreffliche Versuchsdispositionen gleich ausgezeichneten 11jährigen Untersuchungen über die Chrysomelidengattung *Leptinotarsa* (Taf. III, Fig. 7—15) und speziell über den berühmten Koloradokartoffelkäfer, *L. decemlineata* (Taf. III, Fig. 7). Die Ergebnisse sind von größter Bedeutung sowohl für die Variations- als für die exakte Vererbungslehre.

TOWER untersuchte den Einfluß von experimentell hervorgebrachten Abweichungen von den natürlichen Verhältnissen mit Rücksicht auf Temperatur, Feuchtigkeit, Nahrung, Licht, Bodenbeschaffenheit, Zusammensetzung der Luft und Luftdruck.

Er kam zu folgenden Resultaten, die, wie er glaubt, für alle Insekten gültig sind.

Die verschiedenen Faktoren, welche die Lebenslage, den „environmental complex“ bedingen, haben keinen spezifischen Einfluß auf Färbung und Zeichnung des Käfers. Sie alle wirken nur als Stimuli, als Reize, indem sie die Bildung der Pigmente beschleunigen oder verlangsamen und so die Färbung modifizieren

a) in melanistischer oder albinistischer Richtung. Das sind die wichtigsten Richtungen.

b) In der Weise, daß bestimmte Pigmentbezirke oder Gruppen solcher unterdrückt oder verstärkt werden.

c) Derart, daß die Farben verändert werden.

Die wirksamsten Faktoren sind dabei die Temperatur und die Feuchtigkeit. Feuchtigkeit wirkt stärker als Temperatur. Bodenbeschaffenheit und veränderter Luftdruck wirken nur indirekt durch die erstgenannten beiden Faktoren. Die Wirkung der Nahrung, des Lichtes und anderer Faktoren ist sehr gering. Jeder Faktor ruft sofort das Maximum der Reaktion hervor, die er überhaupt hervorzubringen vermag.

rufen vermag. Dieses Maximum bleibt konstant, solange der Reiz konstant bleibt, es variiert, wenn der Reiz variiert und verschwindet mit dem Reiz. Die Veränderungen, welche ein Reiz (z. B. erhöhte oder herabgesetzte Temperatur) in der Färbung und Zeichnung des Käfers hervorruft, sind exakt die gleichen, mag der Reiz das ganze Leben hindurch vom Ei bis zum geflügelten Insekt oder nur während der Puppenperiode eingewirkt haben. Eine Summierung des Effektes findet nicht statt. Wirkt der Reiz bloß während der Larvenperiode, so wird wohl die Färbung der Larve beeinflusst, keineswegs aber die der Imaginalform.

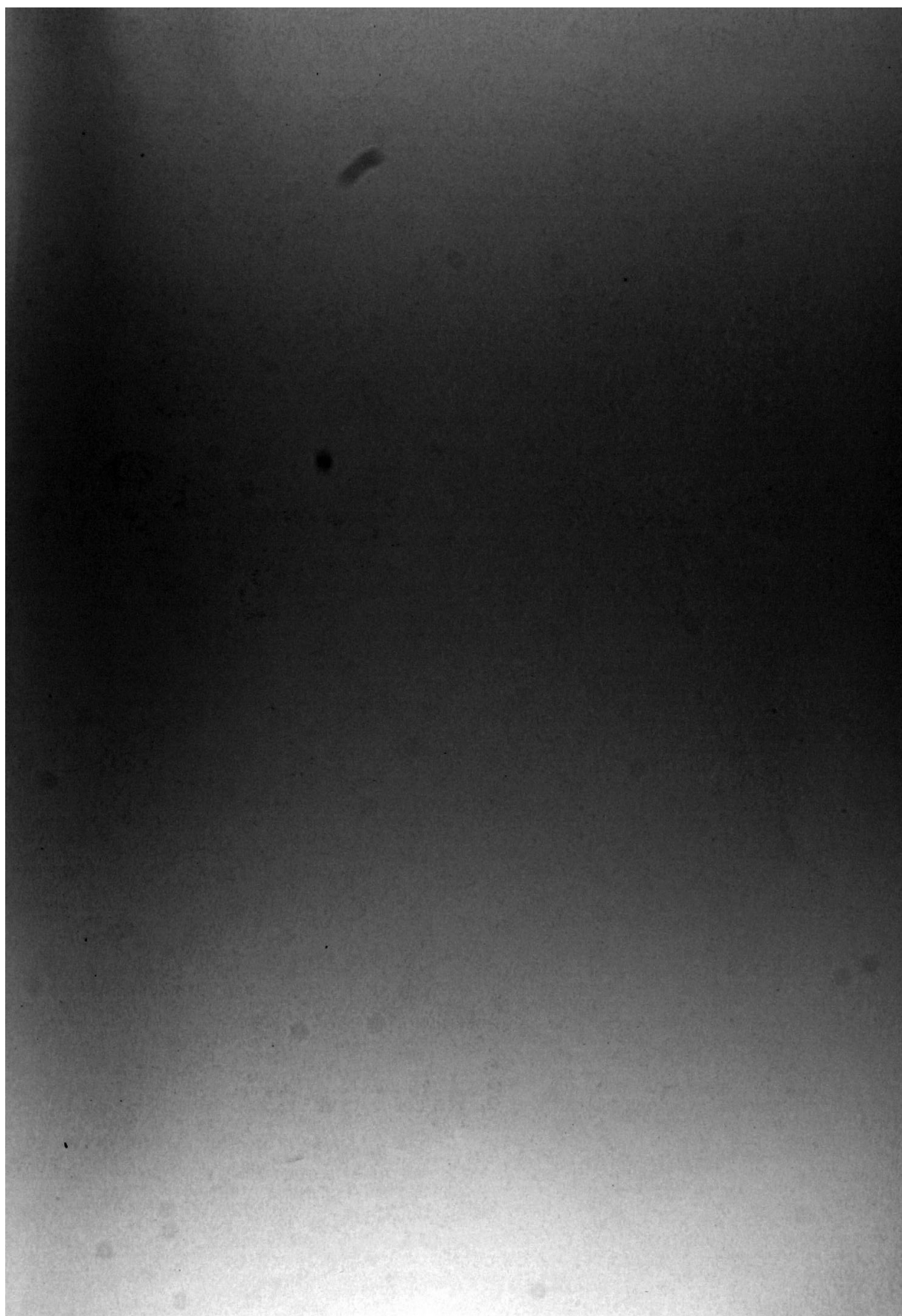
Bei Steigerung des Reizes über den normalen der freien Natur hinaus oder unter denselben hinunter äußert sich die Färbungs- und Zeichnungsreaktion zuerst in zunehmend melanistischer, über eine gewisse Reizschwelle hinaus in zunehmend albinistischer Richtung. Die Einwirkung veränderter äußerer Faktoren ruft niemals neue Kombinationen von Färbungsmerkmalen hervor. — Die experimentell erzeugten Farbenmodifikationen gleichen denjenigen, die man in der freien Natur in derjenigen Jahreszeit oder an denjenigen Standorten antrifft, welche die gleichen äußeren Bedingungen aufweisen, in welche das Experiment die Tiere versetzt. Arten, welche in der Natur sehr variabel sind, zeigen dieselbe Variabilität auch beim Experiment (Larven- und Puppenperiode). Die experimentell hervorgerufenen somatischen Färbungsmodifikationen sind nicht erblich. „Unter Tausenden von somatischen Variationen“, die TOWER experimentell erzeugt hat, „zeigte sich bei keiner einzigen auch nur das leiseste Anzeichen von Erblichkeit.“ TOWER hat *L. decemlineata* während ihrer Entwicklung acht, ja sogar bis 12 Generationen hindurch dem Einflusse erhöhter oder herabgesetzter Temperatur ausgesetzt, ohne irgendwie erbliche Wirkungen zu erzielen. Hört die Einwirkung auf, so kehren die Tiere sofort zum Normalzustande zurück. Auch Selektion ist machtlos.

Solange während der Ontogenie die Färbung durch äußere Faktoren beeinflusst werden kann, erweisen sich die Geschlechtszellen (die Spermatogonien und Oogonien befinden sich erst in der Teilungsperiode) als vollständig unbeeinflussbar.

Nach TOWER kommen in der freien Natur erbliche Farbenvarietäten vor, die sich von rein somatischen ephemeren Farbenmodifikationen, welche experimentell hervorgerufen werden können, durch bloße Inspektion nicht unterscheiden lassen.

Ich komme jetzt zum zweiten Teile der TOWERSchen Untersuchungen.

Bei *Leptinotarsa* beginnt die Wachstums- und Reifungsperiode der Geschlechtszellen erst beim ausgefärbten erwachsenen Käfer, erst wenn äußere Faktoren die Färbung und Zeichnung des Käfers nicht mehr beeinflussen können. Gerade aber die Wachstums- und Reifungsperiode und nur diese erweist sich bei dieser Käfergattung als die sensible, während welcher die Gonocyten beeinflussbar sind. Dieser Umstand gibt die willkommene Gelegenheit, das Experiment einwandfrei so einzurichten, daß derselbe experimentelle Faktor das eine Mal nur auf das Soma,





das andere Mal nur auf die Geschlechtszellen wirkt. Die Wirkungen auf das Soma haben sich, wie mitgeteilt, als nicht erblich erwiesen.

Eine zweite biologische Eigentümlichkeit von *Leptinotarsa* ist geeignet, die Beweiskraft der Experimente wesentlich zu erhöhen. Das Weibchen legt nämlich die befruchteten Eier (Durchschnittszahl bei der Gattung etwa 375) nicht alle auf einmal ab, sondern in Zeitintervallen von event. mehreren Tagen in sukzessiven Schüben oder Gelegen. Jeder Schub ist in den weiblichen Leitungswegen scharf getrennt vom vorhergehenden sowohl als vom nachfolgenden, so daß, während ein Schub sich in dem sensiblen Stadium befindet, ein anderer zukünftiger Schub erst durch unbeeinflussbare Keimzellen, die der Teilungszone der Gonade angehören, repräsentiert wird.

Ein erster Versuch TOWERS wurde an der Form *pallida* (Taf. III, Fig. 9) angestellt, die vielleicht am besten als eine Unterart von *decemlineata* bezeichnet wird und von dieser in charakteristischer Weise in albinistischer Richtung abweicht. Wenn auf 207 891 Koloradokäfer 118 Repräsentanten von 9 Mutationen, Unterarten, konstanten Varietäten usw. gezählt wurden, so war speziell *pallida* durch 63 Individuen repräsentiert. Zuchtversuche in der freien Natur gesammelter Exemplare (ohne Selektion, 7 Generationen) zeigten die völlige Konstanz der Form. Kreuzungsversuche mit der Stammform *decemlineata* ergaben 1. vollkommene Dominanz des *decemlineata*-Stammcharakters, 2. typische Spaltung in der F_2 -Generation und Konstanz der rezessiven *pallida*-Exemplare dieser Generation. — Von großer Bedeutung ist, daß, obzwar sich *pallida* mit der Stammform fruchtbar kreuzt, sie sich doch in ihren geschlechtlichen Neigungen schon fast wie eine Art verhält. TOWER vereinigte in einem und demselben Zuchtbehälter 10 Männchen und 12 Weibchen von *pallida* mit 15 Männchen und 15 Weibchen von *decemlineata* und überließ sie der freien Betätigung ihres Geschlechtstriebes. Es wurden daraufhin sowohl beide Formen der hybriden Paarungen, als die beiden legitimen Kopulationen beobachtet, wobei sich die letzteren zu den ersteren wie sieben zu eins verhielten.

Im Mai 1901 unterzog TOWER vier Männchen und vier Weibchen von *decemlineata*, die überwintert hatten, der Einwirkung einer extrem hohen Temperatur (durchschnittlich 35° C) und der Trockenheit (5% unter dem Durchschnitt der freien Natur), bei niederem Luftdruck. Dieser Einwirkung blieben die Käfer während der Wachstums-, Reifungs- und Befruchtungsperiode der ersten drei Schübe oder Gelege von Eiern unterworfen, die Eier selbst aber wurden sofort nach ihrer Ablage in normale Verhältnisse versetzt (Gruppe A).

Figurenerklärung zu Tafel III.

Fig. 1—6. *Arctia caja*. Nach farbigen Abbildungen von Originalexemplaren des Herrn Dr. E. FISCHER (Zürich). Fig. 1 und 2. Zwei durch Kälte abgeänderte Exemplare. ♂ und ♀. Fig. 3, 4, 5 und 6. Exemplare aus der Zahl der unbeeinflussten Nachkommen. Fig. 7—15. Käfer der Gattung *Leptinotarsa* nach TOWER. Fig. 7. *L. decemlineata*, der Koloradokäfer, mit den Mutationen *L. tortuosa* (Fig. 8), *L. pallida* (Fig. 9) und *L. defectopunctata* (Fig. 10). Fig. 11. *L. multitaeniata*, mit den Mutationen *L. melanothorax* (Fig. 12) und *L. rubicunda* (Fig. 13). Fig. 14. *L. undecimlineata* mit der aberratio *L. angustovittata* (Fig. 15). Aus H. E. ZIEGLER. Naturwiss. Wochenschr. 1910.

Auch die Käfer wurden in normalen Verhältnissen weiter gehalten, so daß die Eier der letzten zwei Gelege unter diesen normalen Verhältnissen reiften und befruchtet wurden (Gruppe B). Beide Gruppen wurden bis zum erwachsenen Stadium in normaler Lebenslage aufgezogen.

In Gruppe A schlüpften 506 Larven aus, von denen 96 den erwachsenen Zustand erreichten. Von diesen gehörten 82 dem Biotypus *pallida*, 2 der Varietät *immaculothorax* und 14 dem unveränderten Biotypus der Art *decemlineata* an.

Von Gruppe B mit 319 Eiern gelang es TOWER, 61 erwachsene Käfer, alle vom Normaltypus *decemlineata*, zu ziehen.

Die zwei *immaculothorax* der A-Gruppe gingen an einer Infektionskrankheit zugrunde, ebenso alle *pallida* mit Ausnahme von zwei männlichen Exemplaren.

Diese letzteren wurden mit typischen *decemlineata*-Weibchen gekreuzt und ergaben eine uniforme F_1 -Heterozygotengeneration mit dem dominanten *decemlineata*-Charakter.

Die B-Gruppe erwies sich bei Weiterzucht in der nächsten Generation als konstant.

Einige wenige F_1 -Hybride der A-Gruppe überstanden den Winter und ergaben bei Inzucht eine typisch mendelnde Spaltung in *pallida*, *decemlineata* und Hybride; die letzteren waren von den *decemlineata* nicht zu unterscheiden.

Die durch experimentelle Beeinflussung der Geschlechtszellen von *decemlineata* während ihres sensiblen Stadiums erzielten *pallida* zeigten also nicht nur das nämliche äußere Kleid, sondern auch die gleichen Erbliehkeitsverhältnisse wie die konstante Freilandform *pallida*.

Ein angestellter Parallelversuch ist zu wichtig, als daß wir ihn übergehen dürften.

Käfer derselben Generation von typischen *decemlineata*, die dem vorigen Versuch als Ausgangspunkt dienten, wurden vom Mai 1901 bis Mai 1902 unter normaler Lebenslage weitergezüchtet und erwiesen sich als konstante Formen. Vom Mai 1902 an wurde ein Teil dieser Zucht während der ersten Hälfte der Fortpflanzungsperiode dem Einfluß erhöhter Wärme und Trockenheit ausgesetzt und lieferte 409 beeinflusste Eier (Gruppe A). Während der zweiten Hälfte der Fortpflanzungsperiode wurden die nämlichen Käfer in normaler Lebenslage gehalten und lieferten 840 experimentell unbeeinflusste Eier (Gruppe B).

Von den 409 beeinflussten Eiern der Gruppe A erreichten 64 den erwachsenen Zustand. Davon erwiesen sich

20 Ex. als typische *decemlineata* (12 ♂ 8 ♀) Gruppe A₁,

23 Ex. als var. *pallida* (10 ♂ 13 ♀) Gruppe A₂,

5 Ex. als var. *immaculothorax* (2 ♂ 3 ♀) Gruppe A₃,

16 Ex. als var. *albida* (9 ♂ 7 ♀) Gruppe A₄.

Die Weiterzucht von Gruppe A₁ und B ergab in allen folgenden, gezüchteten Generationen typische *decemlineata* mit zwei Generationen im Jahr, wie das für

die Art und die Gruppe, zu der sie gehört, charakteristisch ist. Eine Ausnahme machte ein Teil der Nachkommenschaft in der dritten Generation von A_1 , welcher nun plötzlich anfang, fünf Generationen im Jahr anstatt der normalen und sonst ganz konstanten zwei zu bilden. Diese auffällige physiologische Veränderung im jährlichen Fortpflanzungszyklus, offenbar eine Mutation, wiederholte sich bei Fortführung der Zucht in den nächsten Jahren.

TOWER wiederholte solche Experimente an der tropischen Art *multitaeniata* (Taf. III, Fig. 11), mit dem nämlichen Resultate, daß, wenn die Imaginalform der Käfer während der sensiblen Periode ihrer Geschlechtszellen starken Reizen ausgesetzt wurde, sofort eine große Anzahl extremer erblicher Veränderungen auftraten (Taf. III, Fig. 12, 13).

Alle diese wichtigen Experimente zeigen einwandfrei, daß bei *Leptinotarsa* experimentell hervorgerufene Veränderungen rein somatischer Natur nicht vererbt werden, daß es keine Vererbung erworbener Eigenschaften durch somatische Induktion gibt. Bei *Leptinotarsa* entstehen erbliche Variationen im Experiment nur bei Einwirkung starker Reize auf die Geschlechtszellen (das Keimplasma WEISMANN'S) durch Veränderung ihrer genotypischen Grundlage, und zwar nur dann, wenn sich die Geschlechtszellen während der Einwirkung im „sensiblen Stadium“ befinden. Die experimentell durch Einwirkung auf das sensible Stadium der Keimzellen hervorgerufenen konstanten Formen entsprechen größtenteils solchen, die man in der freien Natur antrifft. Es wurden aber experimentell auch neue erbliche Veränderungen hervorgerufen, z. B. die *decemlineata*-Rasse mit fünf Jahresgenerationen. TOWER sagt, daß 11jährige Untersuchungen der Gattung *Leptinotarsa* und verwandter Gattungen gezeigt haben, daß weder in dieser noch in verwandten Familien irgendeine Form mit normalen Fünf-Jahresgenerationen vorkommt. — Die Experimente zeigen ferner, daß es keine spezifische Reaktion, keine spezifische Antwort auf einen gegebenen, einwirkenden Faktor gibt, und daß die verschiedensten Faktoren dieselben Reaktionen hervorrufen können. Die Faktoren der Lebenslage wirken nur als Reize. Die besondere Form der Antwort wird ausschließlich von Faktoren bestimmt, die im Organismus liegen. Da bei Einwirkung einer und derselben Qualität von Reizen verschiedene neue erbliche Formen entstehen und außerdem durch TOWER der Nachweis erbracht ist, daß alle stark abweichenden Mutationen von *Leptinotarsa decemlineata* gegenüber der Stammform als Mitteltypus sich in der freien Natur nicht halten können, daß also die Neubildungen nicht adoptiver Natur sind, so ist der Schluß unvermeidlich, daß die Resultate der TOWERschen experimentellen Forschung mit der LAMARCKschen oder Neo-Lamarckistischen Lehre der direkten, zweckmäßigen Anpassung absolut unvereinbar sind.

Resumierend müssen wir sagen: Erbliche Eigenschaften, höchstwahrscheinlich auch erbliche, neue Eigenschaften können als direkte Reaktionen auf äußere Reize auftreten. Es gibt also eine Vererbung erworbener Eigenschaften. Aber soweit die experimentelle Erfahrung reicht, sind alle erblichen Neubildungen blasto-

gen. Schon der Nachweis der reinen Linien und das ganze Erfahrungsmaterial über alternative Vererbung sprechen gegen die Annahme einer Vererbung durch somatische Induktion, gegen die Abbildungs- oder Übertragungstheorie. Die Experimente von TOWER an *Leptinotarsa*, bis jetzt die einzigen einwandfreien, beweisen direkt, daß bei dieser Form somatogene Neubildungen nicht vererbt werden.

Wir haben die vorstehenden Ausführungen absichtlich unverändert nach unserem Frankfurter Referat (1909) wieder aufgenommen, um die Entwicklung besonders scharf herausheben zu können, welche die Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften seit ungefähr drei bis vier Jahren genommen hat.

Es kommt dabei im wesentlichen in Betracht: 1. SEMONS Kritik unserer Auffassung von der theoretischen Tragweite der TOWERSchen Versuche, welche Auffassung sich wohl im wesentlichen mit TOWERS eigener deckt; 2. die Bemühungen verschiedener Forscher, die Methode der Gonadentransplantation in den Dienst der Erforschung des Problems der somatischen Induktion zu stellen und 3. die von KAMMERER in glänzender Weise fortgesetzten experimentellen Untersuchungen über die Vererbung künstlich hervorgerufener Zeugungs- und Färbungsveränderungen.

1. SEMONS Kritik. Es muß ohne weiteres zugegeben werden, daß diese Kritik logisch durchaus gerechtfertigt ist, wenigstens teilweise; ob auch materiell, wird erst die Zukunft lehren. Nach SEMON haben TOWER und seine Anhänger aus den Experimenten an *Leptinotarsa* zwei Fehlschlüsse gezogen.

Der erste bezieht sich auf die Art der Reizübermittlung. SEMON argumentiert wörtlich folgendermaßen (1910, p. 63):

„TOWER hat, wie wir sehen, gezeigt, daß die sensible Periode der Keimzellen bei *Leptinotarsa* in die Zeit nach der Verpuppung fällt. Zu dieser Zeit nun ist eine Änderung in der Färbung und Zeichnung der Kutikularkleider der Eltern nicht mehr möglich. Läßt man also dann die Reize einwirken, so kann man wohl einen Einfluß auf die Keimzellen ausüben, der sich später an den heranwachsenden Nachkommen manifestiert, eine Manifestation der Reizwirkung am Kutikularkleide der Eltern ist aber unmöglich gemacht.“ „TOWER zieht hieraus implicite die Folgerung, und LANG spricht diese Folgerung direkt aus, daß in diesem Falle der experimentelle Faktor allein auf die Geschlechtszellen, nicht aber auch auf das elterliche Soma wirken kann und daß somit eine somatische Induktion hier ausgeschlossen ist.“ „Diese Folgerung“, sagt nun SEMON, „ist genau ebenso begründet wie die, daß ein Mensch, der eine starre Maske trägt oder sein Gesicht mit einer starren Emailsicht überzogen hat, und dessen Gesichtsfarbe und Gesichtszüge deshalb keine Veränderung zeigen können, von freudigen oder schmerzlichen Eindrücken unberührt bleiben müsse. Eine kurze Überlegung zeigt dagegen, daß unter der starren unveränderlichen Hülle der Imagokutikula die reizbare Substanz des Somas nach wie vor von Reizen beeinflusst werden kann und trotz der Maskierung durch jene starre unveränderliche Hülle, trotz des dadurch bedingten Ausfalls einer äußeren Manifestation sogar notwendigerweise beeinflusst werden muß.“

Zweifellos hat SEMON in dem Punkte Recht, daß bei der Imaginalform des Käfers die Kutikula fix und fertig ist und nicht mehr infolge jener äußeren Reize verändert werden kann, die, wenn sie auf das Puppenstadium einwirken, ihre charakteristische Verfärbung hervorrufen. Sachlich aber, glaube ich, sind wir im Recht. Die Flügelhypodermis (das Gesicht unter der Maske) hat bei der Imaginalform ihre Rolle ausgespielt, sie findet sich allem Anschein nach in einem degenerierten Zustande, ja sie geht vielfach unter den Chitinlamellen der Flügel, unter Borsten und Haaren usw. ganz zugrunde und trocknet ein. Über den Zustand der Hypodermis in den Flügeln der Imaginalform von *Leptinotarsa* und anderer Käfer bin ich zwar nicht orientiert, aber man wird wohl, wenn sie überhaupt noch vorhanden ist, nach allen Erfahrungen, die bei anderen Insekten vorliegen, bezweifeln, ob sie z. B. noch fähig ist, einen Defekt in der chitinen Kutikula zu reproduzieren, und man wird ihr wohl nicht zutrauen, daß sie imstande ist, „die Faust im Sacke“ zu machen. Im Gegensatz zu SEMON glauben wir also nicht, daß die „reizbare Substanz“ der Flügelhypodermis von jenen Reizen noch so beeinflusst werden kann, daß sie durch somatische Reizleitung in den sensiblen Keimzellen eine genotypische Veränderung hervorrufen kann. Wir wissen nicht, ob es möglich sein würde, die Käfer ihrer Flügel ganz zu berauben oder ihre Flügelanlagen zu extirpieren, ohne die Fortpflanzung zu beeinträchtigen. Wenn ja, würde ich voraussagen, daß die Keimzellen in ihrem sensiblen Stadium durch die von TOWER verwendeten Reize beeinflusst werden, obschon gar keine Flügelhypodermis mehr da ist, SEMON hingegen muß erwarten, daß die Keimzellen unbeeinflusst bleiben. Denn er wird doch wohl nicht einwenden, daß die Reize auf die reizbare Substanz des übrigen, intakt gebliebenen Somas einwirken werden, und daß von dieser aus die somatische Induktion stattfinden wird. Eine solche gänzlich unkontrollierbare Annahme würde sich selbst ad absurdum führen.

Nun der zweite Fehlschluß nach SEMON! „Der Gedanke,“ sagt er, „der der Auffassung von TOWER und LANG zugrunde liegt, ist offenbar der: die somatische Modifikation ist doch noch vorhanden, wenn die sensible Periode der Keimzelle eintritt. Warum übt sie alsdann nicht die entsprechende Wirkung auf die jetzt reizempfindlich gewordenen Keimzellen aus?“ Die Antwort ist nach SEMON leicht genug: „Weil zu dieser Zeit von der betreffenden somatischen Bildung keinerlei Reiz ausgeht. TOWER und LANG vergessen ganz, daß von den Vertretern der somatischen Induktion doch immer eine Induktion, eine Reizwirkung vorausgesetzt wird. Gerade in diesen TOWERschen Fällen ist aber überhaupt jegliche Möglichkeit einer von der Färbungsmodifikation ausgehenden Reizwirkung ausgeschlossen. Denn diese Modifikationen bestehen in Pigmentablagerungen in der äußeren Kutikula, welche keine Porenkanäle besitzt und also in ihrer Tiefe, wo sich die Pigmentablagerungen befinden, außer jeder reizleitenden Verbindung mit der reizbaren Substanz des Organismus mitsamt seinen Keimzellen steht.“

SEMON nimmt also an, daß, wenn Porenkanäle in der Chitindecke vorhanden wären, ein Reiz, von den in ihr enthaltenen, modifizierten Pigmentablagerungen ausgehend, tatsächlich durch somatische Induktion eine genotypische Veränderung

in den sensiblen Keimzellen hervorrufen könnte. An so etwas möchte ich (ich weiß nicht, wie sich TOWER zur Frage stellt) nicht denken, und ich halte es auch für ganz unwahrscheinlich. Vielmehr würde ich mir, wenn ich den SEMONschen Standpunkt akzeptieren würde, vorstellen, daß die dauernd (engraphisch) veränderte Hypodermis es ist (die ja nach SEMON noch im Imaginalstadium so reizbar ist, daß sie durch somatische Induktion in den Keimzellen genotypische Veränderungen, Engramme, hervorrufen kann), welche durch somatische Induktion auf die Keimzellen einwirken müßte. Auch hier könnte SEMON entgegnen, daß, wenn zwar die Originalreize, die TOWER verwendete, auf das Puppenstadium einwirkend, die Verfärbung am erwachsenen Käfer in die Erscheinung treten lassen, sie eben doch nicht intensiv genug sind, um am Soma engraphisch zu wirken oder wenigstens eine „akoluthische Reizwirkung“, d. h. eine nach Aufhören des Reizes genügend lang fortdauernde Reizwirkung in der Hypodermis zu erzielen. Die jüngere, gewissermaßen noch embryonale Hypodermis der Puppe, deren reizbare Substanz nachweislich auf die von TOWER verwendeten Reize so reagiert, daß an der Imaginalform die charakteristischen „erblichen“ Verfärbungen auftreten, sollte also einer akoluthischen Reizwirkung oder einer engraphischen Veränderung unzugänglich, die altersschwache Imaginalhypodermis jedoch so reizbar sein, daß sie durch somatische Induktion die Keimzellen genotypisch (engraphisch) beeinflussen kann. Daran vermag ich nicht zu glauben, und ich halte es nach wie vor für das Wahrscheinlichste, daß bei *Leptinotarsa* die Reize auf direktem Wege (d. h. nicht auf dem Umwege über die Flügelhypodermis) die Keimzellen in ihrem sensiblen Stadium umstimmen, mag dieser Weg ein mehr oder weniger komplizierter physiologisch-somatischer oder ein einheitlich physikalischer sein.

2. Die fortgesetzten KAMMERERschen Versuche. Über diese wird im speziellen Teile, ihrer Bedeutung entsprechend, sehr ausführlich referiert. Hier mag nur kurz zusammengefaßt werden, was mir von den wichtigen Untersuchungsergebnissen am bedeutungsvollsten erscheint. Es ist dies

a) der Nachweis (bei *Salamandra maculosa*), daß Lichtreize nur durch Vermittlung der Sinnespforte der Augen¹⁾, also mindestens eine Strecke weit durch somatisch physiologische Induktion, bei langer Dauer Veränderungen in der genotypischen Konstitution der Keimzellen hervorrufen können. Es muß gleich gesagt werden, daß andere Reize (Feuchtigkeit) auf anderem Wege dieselbe Wirkung, wenn auch in geringerer Intensität, hervorbringen.

b) Der Nachweis, daß nach lange andauernder, sich auf mehrere Generationen erstreckender Einwirkung von Reizen, durch Summation ihrer Wirkungen, eine definitive genotypische Veränderung in den Keimzellen eintreten kann, so daß auch die somatischen Manifestationen dieser Veränderung konstant wieder auftreten, selbst wenn die Originalreize nicht mehr einwirken.

c) TOWERS Versuche und eine Reihe wichtiger eigener Experimente nötigen

¹⁾ Kürzlich (1912) hat SLAVKO ŠECEROV nachgewiesen, daß die Keimdrüsen von *Salamandra* vom Lichte wenigstens nicht abgeschlossen sind, sondern daß eine geringe Menge Tageslicht (¹/₁₇₃) in das Körperinnere eindringt.

KAMMERER zu folgenden Schlußfolgerungen, die, wenn sie sich bestätigen, von außerordentlich großer Bedeutung sind. Durch Einwirkung sehr starker Reize oder durch sich über Generationen erstreckende weniger intensive Reize können neue, erblich fixierte, stabile Merkmale, eigentliche Rassenmerkmale, Mutationen, hervorgerufen werden, welche den Regeln der alternativen Vererbung folgen, also mendeln. Es handelt sich aber in den vorliegenden Fällen nach KAMMERER nicht um wirklich neue Eigenschaften, sondern um durch die Reizeinwirkungen reaktivierte alte, atavistische Merkmale, die, einmal ausgelöst, gleich wieder mit der alten Stabilität auftreten. Wenn es sich aber um erst unlängst neu hervorgerufene oder aus sonstigem Grunde nicht im dynamischen Gleichgewicht befindliche Merkmale handelt, die erblich noch nicht vollkommen fixiert sind, so sind ihre Erblichkeitsverhältnisse andere, sie zeigen in den untersuchten Fällen intermediäre Vererbung.

3. Mit Kreuzungsversuchen kombinierte Ovarialtransplantationsversuche im Dienste der Erforschung des Problems der somatischen Induktion. Der Gedanke, der diesen Versuchen zugrunde liegt, läßt sich am besten durch ein fiktives Beispiel erläutern.

Wir gehen beispielsweise aus von den sicheren Erfahrungstatsachen, daß erstens Säugeralbinos miteinander gepaart immer nur ausschließlich albinotische Nachkommen erzeugen, und daß zweitens aus der Paarung eines homozygotischen farbigen Säugers mit einem Albino immer nur ausschließlich farbige Junge hervorgehen. Man transplantiert nun die Ovarien eines albinotischen Weibchens in die Bauchhöhle eines homozygotisch farbigen Tieres, dessen eigene Ovarien man total herausgeschnitten hat und läßt dem Vernarbungs- und Heilungsprozeß seinen Verlauf. Zu geeigneter Zeit läßt man nun die farbige Tragamme (Nähramme, Pflegemutter, engl. „foster-mother“) mit dem fremden, „albinotischen“ Eierstock sich durch ein albinotisches Männchen begatten. Übt die gegenüber früher veränderte, fremde Umgebung, das farbige Soma der Trag- und Nähramme, durch somatische Induktion einen umstimmenden Einfluß auf den eingepfropften „albinotischen“ Eierstock mit seinen Keimzellen aus, so ist, falls diese sich während ihres Aufenthaltes im fremden Körper in einem sensiblen Stadium befanden, zu erwarten, daß sich dieser Einfluß vielleicht bei den Jungen manifestieren werde. Sie werden vielleicht nicht rein albinotisch weiß, sondern farbig oder verfärbt ausfallen. Findet aber eine solche somatische Induktion nicht statt, so werden unter allen Umständen immer nur reine Albinos zur Welt kommen. Wegen der, durch das eventuelle Nichtvorkommen eines sensiblen Stadiums bedingten Unsicherheit sind negative Versuchsergebnisse nicht zwingend beweiskräftig, wohl aber, bei Ausschluß aller Fehlerquellen, positive Resultate, wenn sie sich auch nur vereinzelt ergeben. Die Fehlerquellen sind nun aber schwer vollkommen auszuschließen, und es soll hier gleich auf die wichtigste derselben hingewiesen werden, nämlich auf die Eventualität, daß die fremden Ovarien im fremden Soma degenerieren, während sich vielleicht eigene neue regenerieren. Für beide

Erscheinungen liegen tatsächliche Belege vor. — Um übrigens sicher festzustellen, daß eine allfällige durch somatische Induktion hervorgerufene Umstimmung auch von einer Veränderung der genotypischen Konstitution begleitet ist, müßte man nachweisen, daß die Veränderung bei den Nachkommen der veränderten Tiere wieder auftritt.

Im speziellen Teile wird über die bis jetzt angestellten Experimente einläßlich berichtet. Eine objektive Prüfung scheint uns zu ergeben, daß gerade die zuverlässigsten Experimente, bei denen die Fehlerquellen am sichersten ausgeschlossen sind, fast ausnahmslos *negative Resultate* gezeitigt haben. Die Eizellen des fremden Ovariums leben und wachsen — wie CASTLE und PHILLIPS sagen — im Soma der Tragamme, von diesem in ihrer genotypischen Konstitution unbeeinflußt, wie ein völlig unabhängiger Organismus, etwa wie ein Parasit. Die Nahrung, die sie von der Nähramme aufnehmen, wird wie bei einem solchen zu spezifisch-eigenem Protoplasma assimiliert.

Unter den Experimenten, die ein positives Resultat ergaben, und die großes Vertrauen verdienen, sind in erster Linie gewisse Transplantationsversuche von KAMMERER mit Ovarien von in ihrer Färbung und Zeichnung künstlich veränderten Feuersalamandern, mit nachfolgenden Kreuzungsexperimenten, zu erwähnen. Auch diese werden im speziellen Teile eingehend beschrieben. Hier ist aber der Platz, die *allgemeinen Schlußfolgerungen* mitzuteilen, die KAMMERER, mit vorsichtigem Vorbehalt wegen der relativ geringen Zahl der beobachteten Fälle, formuliert. Sie harmonieren vollkommen mit seinen experimentellen Ermittlungen über die verschiedenen Erbliehkeitsverhältnisse neuer, noch labiler und alter, stabiler, vollständig im Gleichgewicht befindlicher Merkmale. Sie lauten:

1. Hat man es mit *fertigen*, beständig gewordenen Rassenmerkmalen des fremden Körpers der sogenannten Tragamme zu tun, so entspricht die Nachkommenschaft den Eigenschaften desjenigen Exemplars, von dem der Eierstock herrührt, nicht desjenigen Exemplares, in dessen Körper der Eierstock verpflanzt wurde.

2. Handelt es sich aber um erst unlängst *neu hervorgerufene* oder aus sonstigem Grunde nicht im dynamischen Gleichgewichte befindliche Merkmale, die am Körper der Tragamme quantitativ ab- oder zunehmen oder sich qualitativ zu verändern im Begriffe stehen, so entsprechen die Nachkommen wenigstens teilweise den Eigenschaften desjenigen Exemplars, von welchem sie in unentwickeltem Zustande getragen worden waren. Nur in diesem Falle also ging von körperlichen Eigenschaften, die noch leicht veränderlich, ihrem Besitzer gleichsam noch neu und daher ungewohnt waren, ein hinlänglich starker, *formativer Reiz* auf die Keimstätten aus.

II. Hauptteil.

Anfangsgründe der Biometrik der Variation und Korrelation.

Versuch einer gemeinverständlichen Darstellung, und Anleitung zur Anwendung
der elementaren biometrischen Methoden¹⁾.

Inhalt.

	Seite
Einleitende Bemerkungen mit historischen Notizen	204
Erstes Kapitel. Biometrik der Variation (Variationsstatistik).	
A. Die zahlenmäßige oder arithmetische Darstellung der Variation nach der älteren Schule (QUÉTELET-GALTON)	207
I. Die Varianten V	207
II. Die Frequenz oder Häufigkeit p der Varianten	207
III. Biogenetische Einteilung der Multiformität	207
IV. Biometrische Einteilung der Multiformität	210
V. Reihenvariation mit ganzzahligen und mit gebrochenzahligen Varianten	211
VI. Beobachtungsgrundlagen für die biometrische Untersuchung	211
VII. Aufstellung der Reihen	212
VIII. Variationsbreite. Variationsweite	213
IX. Der Mittel- oder Durchschnittswert M und seine Berechnung	213
X. Vereinfachte Berechnung des Mittelwertes	214
XI. Die Aufzählungsreihe, die Viertelgrenzen q_1 und q_3 und die Mediane Med	216
XII. Der Hälftespielraum	221
XIII. GALTONS Quartil Q	219
XIV. Der Quartilkoeffizient	221
XV. Die Behandlung der Reihenvariation bei gebrochenzahligen (kontinuierlichen) Varianten. Vorbemerkungen	223
XVI. Aufstellung einer Variationsreihe von kontinuierlichen, d. h. Klassenvarianten. Fiktives Beispiel	223

¹⁾ Dieser II. Hauptteil des Werkes wurde im Manuskript, fast unverändert, in der zweiten Hälfte 1910 fertiggestellt.

XVII.	Übungen in der Berechnung des Mittelwertes M , der Viertelgrenzen q_1 und q_3 , der Mediane Med , des Quartils Q und des Quartilkoeffizienten	226
XVIII.	Weitere Beispiele empirischer Variationsreihen	239
XIX.	Die Binomialreihe. Das PASCALSche Dreieck	241
XX.	Die Zufallswirkungen und die binomiale Variantenverteilung. Der GALTONsche Zufallsapparat	242
XXI.	Das einfachste Mittel, empirische Variationsreihen vergleichbar zu machen	249
B.	Die graphische Darstellung der Variabilität. Zur Orientierung	251
XXII.	GALTONsche Ogive. Abszissenachse. Ordinaten	251
XXIII.	Der Typus der eingipfligen und symmetrischen oder annähernd symmetrischen Variationspolygone oder Frequenzkurven	258
XXIV.	Das theoretische symmetrische Binomialpolygon. (Ideale Variationskurve, Normalkurve, GAUSSsche Fehlerkurve usw.)	263
C.	Die neueren Berechnungsmethoden des Variationsmaßes (PEARSON). Die Standardabweichung	268
XXV.	Gipfelordinate. Schwerpunktsordinate. Mittelwert M und Mode Mo . Plus- und Minusabweichungen a vom Mittelwert M , a von einem beliebigen Ausgangspunkt A . Der Satz von der kleinsten Summe der Quadrate aller Abweichungen	268
XXVI.	Die Standardabweichung σ (Hauptabweichung, Streuung, Variabilitätsindex), das zuverlässigste Maß der Variabilität	270
XXVII.	Wie man die Standardabweichung berechnet. Die Standardabweichung der Binomialreihen $(1 + 1)^n$	273
XXVIII.	Berechnung der Standardabweichung σ empirischer Variationsreihen mit annähernd binomialer Verteilung der Varianten, d. h. mit „monotypischer Variation“ nach der Formel $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum p a^2}{n}}$ bzw. $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum p a^2}{n-1}}$	276
XXIX.	Berechnung der Standardabweichung mit der Berechnungsformel $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum p a^2}{n} - b^2}$. SHEPPARDS Korrektur	278
XXX.	Der PEARSONsche Variationskoeffizient v (Standardabweichungskoeffizient). Der Prozentsatz „typischer“ Varianten (DUNCKER). Absolute Masse der Variation	282
D.	XXXI. Die „Anpassung“ der empirischen Variationspolygone aneinander und an die Normalkurve, die ideale Variationskurve (ihre Vergleichbarmachung)	285
E.	Die Zuverlässigkeitsbestimmungen der Variabilitätsmasse	301
XXXII.	Zur Orientierung. Das Quartil als wahrscheinliche Abweichung, wahrscheinlicher Fehler einer beliebigen Einzelvariante. Die Quartilstandardabweichungsrelation $\frac{Q}{\sigma}$	301
XXXIII.	Der mittlere Fehler m des Mittelwertes	306
XXXIV.	Der mittlere Fehler der Differenz zwischen zwei Mittelwerten m_{Diff}	310
XXXV.	Die Formeln für den mittleren Fehler der Standardabweichung $m_\sigma = \frac{\sigma}{\sqrt{2n}}$ und für den mittleren Fehler des Variationskoeffizienten $m_v = \frac{v}{\sqrt{2n}}$, wenn $v < 10$ und $m_v = \frac{v}{\sqrt{2n}} \cdot \sqrt{1 + 2 \left(\frac{v}{100}\right)^2}$, wenn $v \geq 10$	312
F.	Die biometrische Charakterisierung von empirischen Variationspolygonen, die stark von der Normalkurve abweichen	313
XXXVI.	Übersicht	313

XXXVII. Die Schiefeit (Asymmetrie) der Variationspolygone und ihre Messung . .	315
XXXVIII. Frühere biologische Auffassung der Schiefeit	317
XXXIX. Die Schiefeitsziffer S	320
XL. Empirische und theoretische Mode schiefer, eingipfliger Variationspolygone. YULE-PEARSONS Berechnungsweise der theoretischen Mode	324
XLI. Hochgipflige und tiefgipflige Variationskurven	327
XLII. Zwei- und mehrgipfelige Variationspolygone (uni- und multimodale Variationskurven)	335
G. Einiges zur Biometrik der qualitativen oder alternativen Variation	343
XLIII. Zur Orientierung	343
XLIV. Die Bestimmung des Mittelwerts M	346
XLV. Berechnung und Bedeutung der Standardabweichung σ	350
XLVI. Mittlerer Fehler des Mittelwertes und Demonstration der Bedeutung seiner Berechnung an konkreten Beispielen	354
Zweites Kapitel. Biometrik der Korrelation.	368
XLVII. Einleitung	368
XLVIII. Die Korrelationstabelle	370
XLIX. Der Korrelationskoeffizient r und seine Berechnung. Der mittlere Fehler m_r des Korrelationskoeffizienten. Absolute positive, absolute negative und voll- kommen fehlende Korrelation	373
L. Beispiele von Korrelationsuntersuchungen und die Darstellung ihrer Resul- tate an der Hand von Korrelationstabellen und durch Berechnung des Korre- lationskoeffizienten mit der BRAVAISSchen Formel	382
LI. Symmetrische Korrelationstabellen. Homotyposis. Berechnung des Korre- lationskoeffizienten mit HARRIS' Differenzformel	390
LII. Graphische Darstellung der Korrelation. Geradlinige und nichtgeradlinige Korrelation	399
LIII. GALTONS graphische Methode	404
LIV. JENNINGS Methode der graphischen Darstellung der reziproken Korrelation	409
LV. Der Begriff der Regression. Bestimmung derselben	416
LVI. Korrelation und Regression bei alternativer Variabilität	419
LVII. Korrelation zwischen qualitativ verschiedenen Eigenschaften, die nicht direkt meßbar sind, für die bloß schätzungsweise der Ausbildungsgrad oder die Rangordnung bestimmt wird	422
LVIII. Korrelation zwischen quantitativ und qualitativ variierenden Merkmalen	423
LIX. Korrelation und Vererbung. Statistische und biologische Vererbungsgesetze. GALTONS Regressionsgesetz und GALTONS Gesetz vom Ahnenerbe. Das letztere im Lichte der Zuchtversuche von DARBISHIRE	426
Anhang zum zweiten Hauptteil	441
LX. Die Methode der „Auslese-Indexziffern“ von PEARL und SURFACE für ein ob- jektives, unpersönliches Verfahren bei der Selektionszucht	441
LXI. HEINCKES Methode der kombinierten Merkmale zur Feststellung des Rassen- oder Artcharakters und der Rassenzugehörigkeit beliebiger Varianten . .	446
LXII. PONIATOWSKI, STANISLAW. Die biometrischen Kriterien über die Zugehörigkeit eines Individuums zu einer natürlichen morphologischen Gruppe	454
Das griechische Alphabet	459
Übersicht der wichtigsten biometrischen Symbole und Formeln nach JOHANNSEN, DAVEN- PORT und YULE	460

Einleitende Bemerkungen mit historischen Notizen.

Unter „*Biometrik*“ (PEARSON) versteht man die Anwendung mathematischer Methoden bei der Untersuchung der Mannigfaltigkeit der Lebewesen und zum Zwecke der exakten zusammenfassenden Darstellung (nicht Erklärung) dieser Mannigfaltigkeit. Sie gibt auch Auskunft — und das ist eine ihrer wichtigsten Aufgaben — über den Grad der Zuverlässigkeit statistischer Erhebungen.

Die mathematischen Disziplinen, die als Grundlagen vor allem in Betracht kommen, sind die Wahrscheinlichkeitsrechnung¹⁾ und die Kombinationslehre. Die Versicherungsstatistik, selbst ein Zweig der Biometrik im weiteren Sinne, hat dieser wichtige Hilfsmittel geliefert.

Die erste biologische Wissenschaft, welche die Variation mathematisch behandelte, war die Anthropologie, und der belgische Anthropologe QUÉTELET muß als der Begründer eines Zweiges der Biometrik, der *Variationsstatistik* gelten. Eine Zusammenfassung seiner biometrischen Arbeiten findet sich in seinem 1871 erschienenen Werke „*Anthropométrie*“. QUÉTELET (vgl. die biographische Notiz S. 13) zeigte, damals zur allgemeinen Überraschung, daß das sogen. GAUSSsche Fehlergesetz, das sich ursprünglich bloß auf die Beobachtungs-, Messungs-, Zählungsfehler von Astronomen, Physikern und Technikern bezog, auch für Abweichungen in der Form und Größe des Körpers und der Körperteile des Menschen und anderer Organismen Gültigkeit zu haben scheint. Nach dem GAUSSschen Gesetz wird der Größenwert eines zu messenden Gegenstandes (z. B. seine Länge, sein Gewicht usw.) am genauesten durch das arithmetische Mittel aus zahlreichen, wenigstens scheinbar gleichwertigen, gleichexakten Messungen repräsentiert, und bei sehr zahlreichen Messungen zeigt es sich, daß diejenigen Werte am häufigsten gefunden werden, welche in der Nähe des Mittelwertes liegen, während die Werte um so seltener vorkommen, je weiter sie sich nach der Plus- und nach der Minusseite vom Mittelwert entfernen. Die Frequenzverteilung der einzelnen Werte nähert sich so mehr oder minder der binomialen. Die Kurve, die man über einer solchen Frequenzreihe konstruiert, die sogenannte Fehler- oder Zufallskurve, nähert sich einigermaßen der sogenannten idealen Variationskurve. Das Fehlergesetz heißt auch *Zufallsgesetz* und die Fehlerkurve heißt auch *Zufallskurve*, weil z. B. die Abweichungen, die sich bei den wiederholten Messungen eines und desselben Gegenstandes ergeben, nicht beabsichtigt, sondern „zufällige“ sind.

¹⁾ Denjenigen, welche sich mit den Elementen der Wahrscheinlichkeitsrechnung, auf welchen die statistischen Methoden beruhen, vertraut machen wollen, ist das vortreffliche, elementare Buch von E. CARVALLO „*Le calcul des probabilités et ses applications*“, Paris 1912, 8°, IX + 169 S., zu empfehlen.

FRIEDRICH HEINCKE (1898) definierte das GAUSSsche Fehlergesetz in der folgenden, jedem Laien verständlichen Weise: Es „besagt, daß bei jeder Beobachtungsart (Zählung, Messung) stets Fehler gemacht werden, daß der wahrscheinlichste wahre Wert der gemessenen Größe das arithmetische Mittel aus allen Einzelmessungen ist, und daß große Abweichungen von dem wahren Werte in bestimmtem Verhältnis seltener sind als kleine, daß mit anderen Worten die Häufigkeit oder Wahrscheinlichkeit eines Beobachtungsfehlers eine Funktion seiner Größe ist.“

Auf QUÉTELET folgte seit Mitte der achtziger Jahre der hervorragende englische Anthropologe und Biologe FRANCIS GALTON¹⁾, mit dem England die Führerschaft auf dem Gebiete übernahm und bis zur Stunde beibehielt. Das anerkannte Haupt der modernen biometrischen Schule ist der englische Mathematiker K. PEARSON (zusammenfassendes, berühmtes Hauptwerk „The Grammar of Science. 2. Edit. London 1900. 3. Edit. Part. I. 1912), welcher seit fast zwanzig Jahren mit großer Begabung und unermüdlichem Fleiß zusammen mit mehreren Schülern die Biometrik auf die jetzige Höhe gehoben hat. Seit 1902 gibt PEARSON, zuerst in Verbindung mit GALTON und WELDON²⁾, als Hauptorgan der biomathematischen Richtung, die Zeitschrift „Biometrika“ heraus.

Von denen, welche zuerst biometrische Methoden in die Zoologie einführen, nennen wir die Deutschen G. DUNCKER und F. HEINCKE, die Engländer BATESON, GALTON, WARREN, WELDON, die Amerikaner BUMPUS, DAVENPORT, C. H. EIGENMANN, CUMMINGS, W. L. W. FIELD, RAYMOND PEARL, TOWER, den Franzosen COUTAGNE, den Italiener CAMERANO u. a.

Eine kurze Geschichte der Variationsstatistik bis 1900 verdanken wir DAVENPORT (1900).

Daß namentlich die PEARSONSche, zu einseitig mathematische Schule die Bedeutung der Biometrik für die biologische Erklärung von Variation und Vererbung weit überschätzt, hat die neuere experimentelle, besonders die in den Fußstapfen MENDELS wandelnde Vererbungsforschung, an ihrer Spitze BATESON und JOHANNSEN, überzeugend nachgewiesen. Die große Bedeutung der Biometrik liegt nur in ihrem unbestrittenen Wert als eines möglichst exakten Hilfsmittels in der Hand des erfahrenen, biologisch geschulten Experimentators. Unbedingte Voraussetzung für die vollkommene Zuverlässigkeit ihrer Leistungen auf den Gebieten der Variations- und Erblichkeitsforschung ist die Methode der Reinzucht, der individuellen Stammbaumzucht unter genau bekannten Umweltbedingungen.

Durch das rühmliche Bestreben, die beiden Methoden, die biometrische und die experimentelle, sich gegenseitig durchdringen zu lassen, zeichnen sich auch auf dem Gebiete der Zoologie erfreulicherweise schon eine Reihe neuerer Forscher aus (PEARL und Mitarbeiter, TOWER, JENNINGS, WOLTERECK usw.).

¹⁾ Biographische Notiz und Bildnis siehe S. 20 u. 21.

²⁾ WALTER FRANK RAPHAEL WELDON starb, 46 Jahre alt, am 13. April 1906 als Linacre Professor der vergleichenden Anatomie der Universität in Oxford. Er war ein Lieblingsschüler des hervorragenden vergleichenden Embryologen FRANCIS MAITLAND BALFOUR. Nachdem er auf zoologisch-morphologischem Gebiete mit Erfolg tätig gewesen, wandte er sich seit 1890 unter dem Einfluß von GALTON und als Mitarbeiter von PEARSON zoologisch-variationsstatistischen Untersuchungen zu. 1891 wurde er Professor der Zoologie am University College in London und 1899 erhielt er die Linacre Professur in Oxford.

Mehrere Schriften suchen die biometrischen Methoden auch denjenigen Biologen verständlich und gangbar zu machen, die — wie das wenigstens auf unserm alten Kontinent die Regel zu sein scheint — nur über ein bescheidenes Maß von mathematischen Kenntnissen verfügen. Allein für die meisten Biologen ist auch die derart zubereitete mathematische Kost fast ungenießbar.

Nach Verdienst müssen wir in erster Linie als ein sehr durchdachtes, praktisches und handliches kleines Buch hervorheben C. B. DAVENPORTS „Statistical methods with special Reference to Biological Variation. Second Edition. New York and London 1904“ mit Literaturverzeichnis und allen nötigen Rechentafeln. In Deutschland hat sich schon in den neunziger Jahren der Botaniker F. LUDWIG um die Darstellung und Einführung variationsstatistischer Methoden verdient gemacht, ihm folgte rasch (1899) DUNCKER auf zoologischem Gebiete. Jedermann wird mit Nutzen diese Arbeiten zum Vergleich herbeiziehen.

Auf elementarstem Wege, und zugleich in seiner bekannten luziden, anregenden und geistreichen Weise sucht JOHANNSEN in seinem ausgezeichneten Werke „Elemente der exakten Erblchkeitslehre“ (1909) den Leser in mehreren Kapiteln mit den wichtigsten biometrischen Methoden vertraut zu machen. Wir werden uns — mit seiner gütigen Erlaubnis — in der folgenden Darstellung vielfach enge an ihn anlehnen. Um aber JOHANNSEN nicht mit einer schweren Verantwortlichkeit zu belasten, wollen wir erklären, daß nur solches, was in der nachfolgenden Darstellungsweise vielleicht gut sein mag, von ihm herrührt.

In italienischer Sprache liegen die orientierenden kurzen Abhandlungen von CAMERANO, und in spanischer diejenigen von GALLARDO vor. Sehr anregend und belehrend ist die Schrift von R. PEARL: *Biometric Ideas and Methods in Biology*. Scientia, vol. 10, 1911¹⁾.

Erstes Kapitel.

Biometrik der Variation (Variationsstatistik).

Ihre Aufgabe ist, die Art und das Maß der Mannigfaltigkeit oder Vielförmigkeit in einer Population, d. h. in irgendeinem Bestand von Individuen einer Sippe (einer Art oder Rasse oder Varietät oder reinen Linie usw.) so exakt und so kurz zusammengefaßt und so übersichtlich wie möglich darzustellen. Es ist klar, daß anstatt der Vielförmigkeit getrennter Individuen auch diejenige in Mehrzahl vorkommen-

¹⁾ Inzwischen (1911) ist von dem vortrefflichen englischen Biometriker G. UDN YULE eine „Introduction to the theory of Statistics“ (376 S.) erschienen, ein ganz modernes Buch, welches von der kompetenten, fachmännischen Kritik einhellig sehr gelobt wird. (2. Aufl. 1912). Nicht minder verdient die gründliche und luzide Schrift von W. BETZ (1911) „Über Korrelation“ empfohlen zu werden. Wir haben diese beiden Bücher nicht mehr für unsere Darstellung verwerten können. Erwähnt sei noch, daß uns auch das kleine Büchelchen von W. P. und E. M. ELDERTON „Primer of Statistics“ (1910) für eine vorläufige Orientierung sehr geeignet erscheint. Etwas ausführlicher als ELDERTONS Broschüre ist das ebenfalls elementare Buch von WILLFORD J. KING: „The Elements of Statistical Method“. New York, 1912.

der gleichartiger Teile eines und desselben Individuums Gegenstand der Untersuchung sein kann. Man kann sich die Aufgabe stellen, die Variation der sich segmental wiederholenden Teile (Metameren, Segmente, Somite) eines gegliederten Körpers, oder die verschiedene Ausbildung der Strahlen (Antimeren, Radien) eines radiären Körpers oder die Vielförmigkeit der Blätter eines Baumes zu untersuchen usw. Der Variationsstatistiker hat zunächst die Gesamterscheinung eines Individuums oder eines Metamers oder eines Antimers usw. in einzelne, scharf bestimmte Merkmale zu zerlegen. Er hat sodann jedes Merkmal für sich gesondert auf seine Variabilität zu untersuchen, wobei es selbstverständlich erscheint, daß nur Gleichartiges (Homologes, Homodynamisches) verglichen werden darf, z. B. die Körperhöhe einer Population erwachsener, normaler Männer, die Gesamtzahl der Wirbel einer Anzahl Schlangen derselben Art, die Zahl der Radialkanäle bei einer Sammlung von zahlreichen Individuen irgendeiner Medusenart, die Zahl der Blüten an den Blütenständen in einer Kultur einer Pflanzenart, die Farben dieser Blüten usw.

A. Die zahlenmäßige oder arithmetische Darstellung der Variation nach der älteren Schule (Quételet-Galton).

I. Die Varianten V .

Die besondere, womöglich zahlenmäßig zu bestimmende und auszudrückende Art und Weise, das Maß, in dem in jedem einzelnen Fall, bei jedem Individuum, an jedem Antimer, an jedem Metamer die zu untersuchende Eigenschaft ausgeprägt ist, heißt *V a r i a n t e* (englisch *V a r i a t e*). Sie wird mit dem Symbol V bezeichnet und kann sowohl eine absolute Größe als eine relative darstellen.

So viele Individuen einer Population, Antimeren eines radiären Tieres usw., man untersucht, so viele Varianten gibt es des speziell zu untersuchenden Merkmals, selbstverständlich gewöhnlich nicht so viele *v e r s c h i e d e n e* Varianten.

II. Die Frequenz oder Häufigkeit p der Varianten.

Ich untersuche beispielsweise eine Population von 1000 erwachsenen Engländern auf ihre Körperhöhe. Dann ist das Maß, das ich bei jedem einzelnen gefunden, eine *V a r i a n t e*. Es ergibt z. B. die Messung eines Individuums eine Körperhöhe von 172,8 cm. Im weiteren Verlauf meiner Messungen stellt sich nun heraus, daß noch ziemlich viele andere Männer diese selbe Körperhöhe haben. Die Zahl der Männer, welche unter dem Tausend, die ich untersuchte, eine Körperhöhe von 172,8 cm haben, gibt die absolute *F r e q u e n z*, die *H ä u f i g k e i t* p dieser Variante an (englisch „Class Frequency“, f). Man kann p auch die *R e p r ä s e n t a n z z i f f e r* nennen.

III. Biogenetische Einteilung der Multiformität.

Wir können die Mannigfaltigkeit ganz im allgemeinen einerseits von *b i o l o g i s c h e n* und andererseits von *b i o m e t r i s c h e n* Gesichtspunkten aus betrachten.

Die allgemeine, nicht analysierte Verschiedenartigkeit, die in irgendeiner Population irgendeiner Organismensippe auftritt, könnten wir *Multiformität* nennen. Die große Mehrzahl der vorliegenden Untersuchungen der Biometriker sind an einem solchen biologisch nicht analysierten, multiformen Material angestellt worden. Innerhalb dieser allgemeinen Multiformität, die in jeder Population, in jedem Bestand, in jeder Kollektion, in jeder Ausbeute zu beobachten ist, hätten wir dann, wie schon im I. Hauptteil, S. 8, dargelegt wurde, zu unterscheiden 1. die durch Erbllichkeit, durch die genotypische Konstitution der Zygote (oder allgemeiner der Stammzelle) bedingte Multiformität, die wir *Variation* nennen, und 2. die durch die Einwirkung der Umwelt, der Lebenslage, auf den Organismus während seiner ganzen Entwicklung bedingte Multiformität, die wir als *Modifikation* bezeichnen.

Ein fiktives Beispiel für *Variabilität*: Die verschiedene Körperlänge bei einer Organismenart möge erbliche Rasseneigentümlichkeit sein, auf fixen genotypischen Grundlagen, auf besonderen Genen für verschiedene Längen beruhen. Bei einer solchen erblich bestimmten Rasse (einem Biotypus, einer kleinen Art, oder wie man das nennen will) sei die Körperlänge bei durchschnittlicher Lebenslage 100 cm. Daneben existieren zahlreiche Rassen von geringerer oder größerer Körperlänge bei derselben durchschnittlichen Lebenslage. Das ist erblich bedingte Vielförmigkeit, das ist *Variation*.

Ein fiktives Beispiel für *Modifikabilität*. Gewisse Faktoren der Lebenslage begünstigen während der Entwicklung eines Organismus die Ausbildung einer beträchtlichen Körperlänge, andere beeinträchtigen sie. Bei günstiger Lebenslage erreichen die Individuen des erblichen 100 cm-Typus Körperlängen von über 100 cm, bei ungünstiger Lebenslage bleiben sie unter dieser Länge. Das Maß der Plus- oder Minus-Abweichung ist dem Grad der Einwirkung günstiger oder ungünstiger Faktoren in irgendeiner Weise und innerhalb gewisser Grenzen proportional.

Ist eine Population *genotypisch einheitlich*, so belehrt uns die biometrische Untersuchung über das Maß und die Form der in der Population realisierten Modifikabilität, doch selbstverständlich nicht über ihre Ursachen.

Die meisten Populationen, die biometrisch untersucht worden sind (z. B. die meisten in der freien Natur gesammelten Kollektionen) sind zweifellos gemischte Bestände, Mischungen von verschiedenen Biotypen. Aber der Biometrik allein ist es nicht möglich, diese verschiedenen Biotypen zu unterscheiden. Für die Biometrik sind alle gleichlangen Individuen ununterscheidbar, während doch beispielsweise ein 100 cm-Individuum eine Mittelmodifikante eines 100 cm-Biotypus, eine Plusmodifikante eines 90 cm-Biotypus oder eine Minusmodifikante eines 110 cm-Biotypus usw. sein kann.

Wir wollen hier noch weitere Mitteilungen über Vorschläge zu einer besseren Nomenklatur und weitergehenden Einteilung der Mannigfaltigkeit, der Multiformität bei Tieren und Pflanzen, die von biologischen Gesichtspunkten aus gemacht worden sind, einschalten. Wir haben mit Absicht den ersten orientierenden Hauptabschnitt dieses Werkes, in welchem diese Frage schon kurz erörtert wurde, nicht mit einer ausführlicheren Berichterstattung belasten wollen.

In einem Referate über meinen Frankfurter Vortrag „Über Vererbungsversuche“ (1909) beanstandet HANS R. SCHINZ (1910) die von mir adoptierte NÄGELI-BAURsche Nomenklatur, nach welcher

die erblichen Veränderungen als Variationen, die nicht erblichen als Modifikationen bezeichnet werden. SCHINZ macht mit Recht darauf aufmerksam, daß man ganz im allgemeinen von der Variationslehre spricht, ohne Rücksicht auf die Erbllichkeit der Merkmale. Ganz allgemein spreche man von Plus- und Minus-Varianten auch bei nicht erblicher Verschiedenartigkeit. Daraus müsse eine heillose Verwirrung entstehen. SCHINZ schlägt deshalb vor, alle erblichen Abänderungen anstatt als Variationen als Mutationen zu bezeichnen. „Wir müssen dann nur davon abstrahieren, daß die Mutationen große Sprünge seien; hat doch LANG selbst nachgewiesen, daß Mutationen oft nicht von fluktuierenden Abweichungen unterschieden werden können.“ Die Berechtigung dieser Bedenken und Einwände muß voll anerkannt werden. Wir haben sie uns selbst oft genug gemacht. Folgende Überlegungen aber hielten uns davon ab, die Nomenklatur im Sinne von SCHINZ zu adoptieren. Der Einteilung in erbliche Variationen und nicht erbliche Modifikationen, welche von NÄGELI 1884 vorgeschlagen wurde, gehört die Priorität. Was uns aber wichtiger erschien, ist, daß der Begriff der Mutation seit dem Erscheinen von DE VRIES' „Mutationstheorie“ erstens bei den Biologen ganz allgemein mit der Vorstellung eines größeren Sprunges und zweitens mit der Vorstellung der Neuheit behaftet ist. Uns selbst störte die Doppelsinnigkeit der Wörter Variation, Variabilität ebenso sehr wie SCHINZ, weshalb wir zu dem Vorschlage gelangten, die Variabilität im allgemeinen als Multiformität zu bezeichnen und für die zwei Hauptformen der Multiformität die NÄGELISCHEN Termini Modifikabilität und Variabilität beizubehalten. Die weitere SCHINZSCHE Idee, als besondere Kategorie neben den Modifikationen und Mutationen noch die der Kombinationen einzuführen, muß als ebenso berechtigt wie glücklich bezeichnet werden, was auch BAUR (1911, Einführung, S. 187) durchaus anerkennt. — Wir reproduzieren nachstehend in extenso

die SCHINZSCHE Klassifikation und Nomenklatur der Variabilität
bzw. der Variationen.

1. Modifikationen (NÄGELI, BAUR, LANG) sind die nicht erblichen Variationen, welche auf der Einwirkung der Umwelt auf den sich entwickelnden Körper beruhen;
 - a) oszillierende: Plus- und Minus-Varianten, die sich um einen Mittelwert gruppieren;
 - b) ökologische: Standortmodifikationen; zweckmäßig scheinende Anpassungen. SCHINZ rechnet hieher die Äußerungen der Ökologismen im Sinne DETTO'S;
 - c) spontane: Sprungweise Modifikationen, die oft wie Mutationen erscheinen, aber nicht erblich sind; z. B. die spontan auftretende, nicht erbliche Sinistrität bei Schnecken, kleistogame Blüten.
2. Mutationen sind die erblichen Variationen im Sinne von NÄGELI, BAUR und LANG. Sie beruhen auf Änderung der in den Gameten enthaltenen Vererbungsfaktoren mit Ausschluß der durch Kreuzung entstandenen. Sie entstehen (nicht nur ein Springen [DE VRIES] sondern auch ein Trippeln) durch
 - a) Verlust einer Eigenschaft,
 - b) Änderung einer Eigenschaft,
 - c) Auftreten einer neuen Eigenschaft.
3. Kombinationen infolge von Bastardierung:
 - a) alternative: sie folgen den MENDELSCHEEN Regeln;
 - b) intermediäre: sie pendeln zwischen den Eltern hin und her. (Noch genauer zu studieren).

Die Frage der Einteilung der Variabilität und ihrer Nomenklatur hat C. FRUWIRTH, eine Autorität auf dem Gebiete der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung, sehr eingehend diskutiert (1911). Er ist zu der nachfolgenden Klassifikation gelangt, welche sich auf die in Erscheinung tretenden Eigenschaften stützt, mit welchen der Praktiker zu arbeiten gewohnt ist. Bezeichnenderweise stellt er seiner Abhandlung den Satz von DE VRIES voran: „Nichts ist variabler als die Bedeutung des Wortes Variabilität.“

Zur Erläuterung diene folgendes: Unter partieller Variabilität versteht FRUWIRTH „die sichtbare Verschiedenheit zwischen gleichnamigen Teilen eines Individuums, den Halmen einer Graspflanze, den Samen einer Frucht, den Nebenwurzeln einer Hauptwurzel. Individuelle Variabilität ist die sichtbare Verschiedenheit zwischen den Individuen einer Nach-

FRUWIRTHS Klassifikation und Nomenklatur.
Variabilität im weiteren Sinne.

I. Nichterbliche Variabilität. Modifikabilität		II. Erbliche Variabilität.		Variabilität im engeren Sinne
a) partielle	quantitative	a) partielle	quantitative	{ spontane nach Bastardierung
	qualitative		qualitative	{ spontane nach Bastardierung
b) individuelle	quantitative	b) individuelle	quantitative	{ spontane nach Bastardierung
	qualitative		qualitative	{ spontane nach Bastardierung
c) allgemeine	quantitative	c) allgemeine	quantitative	
	qualitative		qualitative	

kommenschaft untereinander und den Eltern“. Allgemeine Variabilität im Sinne FRUWIRTHS „ist die sichtbare Verschiedenheit, welche einheitlich wirkende Einflüsse bei allen Individuen gleicher oder verschiedener Abstammung an einem Standort gegenüber einem anderen bewirken“. Spontane Variabilität ist für FRUWIRTH gleichbedeutend mit Mutabilität. Er versteht darunter „nicht nur jene Variabilität, die aus inneren unbekannten Ursachen, ohne irgendwelchen erkennbaren Eingriff in Erscheinung tritt, sondern jede partielle und individuelle Variabilität, welche nicht durch Vermischung, sondern durch Veränderung der Vererbungssubstanz, also eines oder mehrerer Gene, zustande kommt. FRUWIRTH rechnet beispielsweise dazu „die Veränderungen, welche durch Störung der Chromosomenverteilung zustande kommen, sowie jene, welche nach künstlichen Eingriffen, wie Verletzung des Somas, Ovarialinjektion, Überernährung, extreme Veränderung der Temperatur u. dgl. in Erscheinung treten“. Das Wort Bastardierung ist hier in seinem weitesten Sinne zu verstehen.

IV. Biometrische Einteilung der Multiformität.

Die Biometrik bezeichnet jegliche Multiformität als Variabilität.

Sie unterscheidet zunächst die quantitative oder Reihenvariation von der qualitativen oder alternativen Variation.

Bei der quantitativen oder Reihenvariation lassen sich die Unterschiede der Varianten zahlenmäßig ausdrücken, und es lassen sich die Varianten nach ihrem zahlenmäßigen Wert in einer auf- oder absteigenden Reihe anordnen.

Bei der qualitativen oder alternativen Variation ist der Unterschied der Varianten ein abrupter und zunächst nicht zahlenmäßig ausdrückbar. Beispiel: der Unterschied der Geschlechter, die Unterschiede in den Farben, Glattheit oder Behaartheit, gehörnter Zustand oder Hornlosigkeit, Unterschiede in der chemischen Beschaffenheit usw. Das Bedürfnis nach immer größerer Genauigkeit wird freilich dazu führen, Qualitatives immer mehr auf Quantitatives zurückzuführen. Bei einer exakten Darstellung müßten beispielsweise die verschiedenen Farben durch die verschiedenen Wellenlängen des Lichtes zahlenmäßig ausgedrückt werden (und bei Mischfarben außerdem die verschiedenen Ingredientien).

V. Reihenvariation mit ganzzahligen und mit gebrochenzahligen Varianten.

Innerhalb der Reihenvariation unterscheidet die Biometrik wieder zwei Kategorien.

Bei der einen Kategorie können die Unterschiede der Varianten der Natur der Sache nach nur in ganzen Zahlen ausgedrückt werden. (Ganze oder diskrete Varianten, engl.: „integral variates“.) Beispiele: Die Zahl der Wirbel bei einer Tierform, die Zahl der Haare auf einem Quadratcentimeter Haut, Zahl der Flossenstrahlen in der Schwanzflosse eines Fisches usw. Was nun z. B. den Fall der Wirbelzahl anbelangt, so darf ein rudimentärer, unvollständig ausgebildeter Wirbel nicht etwa durch einen Bruchteil von 1 ausgedrückt werden, denn wir haben es mit der Zahl der Wirbel, nicht mit der Art ihrer Ausbildung zu tun. Diese letztere muß den Gegenstand besonderer biometrischer Untersuchungen bilden. — Bei einer zweiten Kategorie von Reihenvariationen können die Unterschiede zwischen den Varianten in allen denkbaren, auch noch so geringen, Abstufungen vorkommen, die meist durch gebrochene Zahlen ausgedrückt werden müssen (kontinuierliche oder Klassenvarianten, „graduated variates“), wenn man als Maßeinheit nicht ganz winzige Größen verwendet. Beispiele: Jegliche Variation, die sich auf Dimensionen, Proportionen, Verhältnisse, auch zwischen Ganzvarianten, Gewichte usw. bezieht.

Um solche Variationsreihen, bei denen die Unterschiede der Varianten sich durch beliebig große oder beliebig kleine, ganze oder gebrochene Zahlen ausdrücken lassen, der biometrischen Behandlung zugänglich zu machen, muß man die ganze Reihe künstlich in Klassen von willkürlich zu wählendem, aber für alle Klassen gleichgroßem Spielraum einteilen, also z. B. in 1 mm-Klassen oder in 3 mm-Klassen oder in 5 g-Klassen usw. Der Spielraum z. B. der 1 mm-Klassen ist 1 mm, von 0 mm bis 1 mm, von 1 mm bis 2 mm, von 2 mm bis 3 mm usw. Varianten von den Dimensionen 2,13 mm, 2,35 mm, 2,76 mm, 2,99 mm gehören in die dritte Klasse (2 mm—3 mm). Daher der Name Klassenvarianten.

VI. Beobachtungsgrundlagen für die biometrische Untersuchung.

Erste Vorbedingung für ein sicheres Resultat ist selbstverständlich die genaueste Feststellung des biometrischen Wertes einer jeden Variante. Für jedes Objekt muß diejenige Methode sorgfältig ermittelt werden, welche die Quellen von Beobachtungsfehlern am sichersten ausschließt. Es kommen vielfach beim Beobachter auch psychologische und physiologische Faktoren in Betracht. Wiederholung der Beobachtung oder der Messung jeder einzelnen Variante und Berechnung des Mittelwertes aus den verschiedenen Einzelfeststellungen erhöht selbstverständlich die Sicherheit und ist meist unerläßlich. Ebenso die parallele Anwendung verschiedener Methoden und ganz besonders die Wiederholung der Beobachtungen resp. Feststellungen durch verschiedene Beobachter.

Wo wir in dem vorliegenden Abschnitt mit biometrischen Untersuchungen exemplifizieren, nehmen wir die Genauigkeit der Beobachtungsgrundlage als gegeben an.

Zweite Vorbedingung für ein sicheres Resultat ist die Anwendung der Methode der großen Zahlen auf das Beobachtungsmaterial. Man untersucht so viele Varianten eines Merkmals als irgendwie möglich. 1000 ist in den meisten Fällen eine genügende Zahl. Doch kommt es ganz auf das Material und die besonderen Verhältnisse an.

Die Vorbedingungen für biologisch brauchbare Resultate sind uns schon bekannt. Das Material sollte genotypisch möglichst einheitlich sein. Welchen Sinn hätte es, an einem bestimmten Tage die Population sämtlicher Besucher (über 10 000 Personen, Weiße, Neger, Indianer, Mongolen usw.) einer Weltausstellung in Chicago biometrisch auf die Körperhöhe zu untersuchen, um den „Typus“ der Statur des Ausstellungsbesuchers festzustellen. Und doch würde man wohl ganz zweifellos eine der idealen Binomialkurve sich recht stark annähernde, ziemlich symmetrische, vielleicht eingipfelige Variationskurve erhalten und von der Population der Ausstellungsbesucher als von einem Kollektivgegenstand im Sinne von FECHNER (1897) sprechen können.

VII. Aufstellung der Reihen.

Fiktives Beispiel für Ganzvarianten. Ich zähle die Zahl eines multiplen Organes (etwa die Zahl der Wirbel) bei 52 Individuen einer Art, die mir zur Verfügung stehen. Also eine Population von $52 = n$ Individuen. Die beobachteten Zahlen für die 52 Varianten folgen hier in der Reihenfolge, in der sie bei den sukzessive untersuchten 52 Individuen festgestellt wurden:

103 99 102 98 98 100 101 100 100 97 101 99 96 104 100 99
98 104 97 100 103 101 100 100 98 103 106 102 102 97 98 102 100 97
102 101 101 99 102 99 99 100 98 101 98 101 100 99 101 101 99 100.

Ich ordne nun diese Varianten in eine Reihe, mit der kleinsten beginnend und mit der größten aufhörend, wobei ich sofort bemerke, daß die kleinste Variante 96 nur einmal vorkommt. 1 ist somit die Häufigkeits-, die Frequenzziffer dieser Variante (Zeichen p). Die Variante 97 kommt hingegen 4mal, die Variante 98 7mal usw. vor. p ist also für 97 = 4, für 98 = 7 usw. Indem ich fortfahre zu ordnen, bemerke ich, daß am Ende der Reihe, deren Abschnitte oder Klassen sonst äquidistant sind (Distanz = 1), eine Lücke vorkommt. Auf die Variante 104 folgt nämlich sofort die Variante 106, Distanz = 2. Die Variante 105 fehlt. Da aber die Biometrik Reihen mit äquidistanten Gliedern verlangt, so schalten wir auch die fehlende Variante 105 mit der Frequenz 0 ein. Wir erhalten folgende Serie:

Zahl der Organe = Variantenklassen	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	} $n = \text{Summe}$ aller Individuen 52.
Klassenfrequenz, Anzahl der Individuen	1	4	7	8	11	9	6	3	2	0	1	

Es ist ohne weiteres ersichtlich, daß bei jeder Reihe von Ganzvarianten die Zahl der nach ihrem Zahlenwert verschiedenen Ganzvarianten mit der Zahl von verschiedenen äquidistanten Gliedern, Variantenklassen oder -kategorien der Reihe, im vorliegenden Falle sind es 11, zusammenfällt.

Die Summe aller Einzelvarianten, die Gesamtanzahl aller beobachteten Individuen, aller einzelnen untersuchten Fälle, hier 52, wird ganz allgemein mit dem Zeichen n bezeichnet.

Schon ein Überblick über eine solche Reihe gibt ein allerdings rohes Bild vom Maße der Variabilität innerhalb der untersuchten Population, indem er z. B. zeigt, daß keine Individuen mit weniger als 96 der in Frage kommenden Organe und keine mit mehr als 106 vorkommen, und daß Individuen mit 100 am häufigsten sind. Wir müssen aber sofort hinzufügen: in der vorliegenden Population von 52 Varianten. Denn wenn ich noch viel mehr Exemplare untersuche, werden wohl sicher auch solche mit weniger als 96 und solche mit mehr als 106 Organen auftreten und die Frequenzlücke der 105-Klasse wird sich ausfüllen.

VIII. Variationsbreite. Variationsweite. (Engl.: Range of Variation.)

So nennt man den Abstand der niedersten Variante von der höchsten in der untersuchten Population. Es ist der Spielraum, in dem sich alle Varianten befinden. Im vorliegenden fiktiven Falle ist die Variationsbreite 106 weniger 95, also 11 Einheiten des auf seine Häufigkeit untersuchten Organs. Als Kriterium der Variabilität hat die Variationsbreite im Gegensatz zu weitverbreiteten Ansichten von allen in Frage kommenden Kriterien den allergeringsten Wert.

IX. Der Mittel- oder Durchschnittswert = M (engl.: The Average or Mean = A) und seine Berechnung.

M ist das arithmetische Mittel der Werte sämtlicher Varianten (n). Auf die nachher zu besprechende Variationskurve bezogen wird der Mittelwert auch als die der Schwerpunktsordinate dieser Kurve entsprechende Abszissenstelle definiert. Er wird berechnet, indem man die Frequenz einer jeden Variantenklasse (p) mit ihrem absoluten Wert (V) multipliziert, alle die so erhaltenen Produkte addiert und die so erhaltene Summe (Σ = Additions-, Summationszeichen) durch die Gesamtzahl (n) aller einzelnen Varianten (aller Individuen, aller Fälle) dividiert.

$$\text{Die Formel ist also } M = \frac{\Sigma (p \times V)}{n}$$

Berechnen wir nach dieser Formel den Mittelwert unserer fiktiven Population, so erhalten wir

$$M = \frac{1 \times 96 + 4 \times 97 + 7 \times 98 + 8 \times 99 + 11 \times 100 + 9 \times 101 + 6 \times 102 + 3 \times 103 + 2 \times 104 + 0 \times 105 + 1 \times 106}{52}$$

$$\text{oder } M = \frac{96 + 388 + 686 + 792 + 1100 + 909 + 612 + 309 + 208 + 0 + 106}{52}$$

$$\text{oder } M = \frac{5206}{52} = 100,12.$$

Der Mittelwert wird häufig als den biometrischen „Typus“ einer Population charakterisierend betrachtet. Das kann zutreffen, braucht aber nicht zuzutreffen. Ob der Mittelwert typisch ist, kann nur eine weitere biometrische Untersuchung der Population entscheiden.

Jedenfalls ist der Mittelwert für die weiteren genaueren biometrischen Ableitungen und Berechnungen unentbehrlich, und da er sowieso immer berechnet werden muß, so sollte er auch bei der Mitteilung der Resultate einer biometrischen Untersuchung immer angegeben werden.

X. Vereinfachte Berechnung des Mittelwertes.

Hat man es mit einer sehr zahlreichen Population zu tun, steigt die Frequenz gewisser Variantenrubriken zu hohen Zahlen an und wird dazu auch noch das absolute Maß einer Variante durch hohe Zahlen ausgedrückt, so wird die Berechnung des Mittelwertes nach der oben angegebenen Formel sehr umständlich und zeitraubend. Man kann nun aber die Rechnung wesentlich vereinfachen, was wir zunächst wiederum an unserer fiktiven Population von Ganzvarianten demonstrieren wollen.

Als Ausgangspunkt der Berechnung wählen wir die Variantenklasse, deren absolutes Maß uns dem gesuchten Mittelwert wahrscheinlich am nächsten zu liegen scheint. In unserem Falle ist es offenbar die Variantenklasse 100. Die als Ausgangspunkt für die Berechnung von M gewählte Klasse resp. deren Wert wird als A bezeichnet.

Mit Bezug auf diese Variantenklasse gibt es nun offenbar drei Möglichkeiten. Entweder ist ihr Maß kleiner als der Mittelwert, oder es ist größer, oder es stimmt exakt mit dem Mittelwert überein. Die Abweichung des Wertes A der gewählten Klasse vom Mittelwert M wird mit dem Buchstaben b bezeichnet. Sollte der Wert A der gewählten Klasse exakt mit dem Mittelwert übereinstimmen, so würde die Abweichung b selbstverständlich gleich 0 sein.

Wir betrachten nun in der Variationsreihe die Variantenklassen rechts und links von dem gewählten Ausgangspunkt A . Rechts liegen die Plus-Varianten, links die Minusvarianten. Jede Klasse weicht von der vorhergehenden resp. der nächstfolgenden um ein und denselben Spielraum, der im vorliegenden Falle $= 1$ ist, ab.

Die erste Klasse rechts von A ($A = 100$) weicht um $+ 1$ von A ab, es ist die Klasse 101; die erste Klasse links von A weicht von A um -1 ab, es ist die Klasse 99. Die zweite Klasse rechts von A weicht um $+ 2$ von A ab, es ist die Klasse 102, die zweite Klasse links von A weicht um -2 von A ab, es ist die Klasse 98 usw. Die um den gleichen Betrag, rechts $+$, links $-$, von A abweichenden Klassen bezeichnen wir als korrespondierende oder Symmetrieklassen. Der Betrag ihrer Abweichung, der Abstand von A in Klassenspielfräumen ausgedrückt, wird mit dem Buchstaben a bezeichnet.

Es ist nun vielleicht noch eine Bemerkung einzuschalten über die Ausgangsklasse 100, die wir bei der Berechnung gar nicht in Berücksichtigung ziehen. Wir können nämlich, da alle Varianten dieser Klasse exakt den gleichen Wert, nämlich 100, haben, annehmen, der Ausgangspunkt A halbiere ganz genau die Zahl der zu ihr gehörenden Varianten, also hier die Zahl 11. Wir können dann die eine, rechte Hälfte der Varianten, nämlich 5,5 Varianten als Plusvarianten, die andere, linke Hälfte, nämlich ebenfalls 5,5 Individuen, als Minusvarianten bezeichnen. Da die 5,5 Plusvarianten auch in

gleichem Abstand vom Ausgangspunkt A (dem 0 Punkt) liegen, wie die 5,5 Minusvarianten, so heben sie sich gegenseitig auf; ihre Summe ist gleich 0. Das gilt natürlich nicht nur für diesen Fall, sondern für alle Fälle von Ganzvarianten überhaupt. Wir dürfen in jedem Fall annehmen, daß die Summe der Plusvarianten und der Minusvarianten der Ausgangsklasse gleich 0 sei, brauchen also die Varianten dieser Klasse nicht mitzuzählen, wenn wir die Summe aller Abweichungen vom freigewählten Ausgangspunkt A berechnen wollen. Daß im vorliegenden Falle (und in allen Fällen, wo die Varianten der Ausgangsklasse in ungerader Zahl vorkommen) die Hälfte der Klassenfrequenz durch eine gebrochene Zahl (5,5) ausgedrückt wird, während es doch nur ganze Varianten gibt, stört uns — da es sich ja nur um eine rechnerische Operation handelt — ebensowenig, wie wenn wir etwa vernehmen, daß in einer Population von 13 556 Pflanzen durchschnittlich 74,36 auf 100 Pflanzen rote und 25,64 weiße Blüten haben.

Es ist nun leicht ersichtlich, daß, wenn die Frequenz aller symmetrischen Klassen dieselbe wäre, die Summe aller $+$ -Abweichungen = der Summe aller $-$ -Abweichungen wäre und die Gesamtsumme aller $+$ - und $-$ -Abweichungen = 0. In diesem Falle wäre A der gesuchte Mittelwert M und b wäre = 0.

Im vorliegenden Falle haben aber die einander rechts und links korrespondierenden Klassen eine ungleiche Frequenz. Die Ungleichheit wird durch die Differenz $+$ oder $-$ ausgedrückt.

Die Differenz in der Frequenz der beiden ersten Symmetrieklassen 101 und 99 ($+ 9$ und $- 8$) ist = $+ 1$, ihr Abstand (a) von A ist ein Klassenspielfeld von der Größe 1. Also im ganzen 1 Variant mit der Abweichung $+ 1$.

Die Differenz in der Frequenz der beiden folgenden Symmetrieklassen 102 und 98 ($+ 6$ und $- 7$) ist = $- 1$, ihr Abstand (a) von A beträgt zwei Klassenspielfelder von der Größe 1. Im ganzen 1 Variant mit der Abweichung $- 2$ usw.

Ich kann folgende übersichtliche Tabelle aufstellen:

Korrespondierende Klassen	101	102	103	104	(105)	106
Wert	99	98	97	96	(95)	(94)
a = Abweichung von A	1	2	3	4	5	6
Frequenz der Plusklassen $+$	9	6	3	2	0	1
Frequenz der Minusklassen $-$	8	7	4	1	0	0
Frequenzdifferenz $+$ oder $-$	1	-1	-1	$+1$	0	$+1$
Multipliziert mit a	$1 \times 1 = +1$	$-1 \times 2 = -2$	$-1 \times 3 = -3$	$1 \times 4 = +4$	$0 \times 5 = 0$	$1 \times 6 = +6$
pa	$+1$	-2	-3	$+4$	0	$+6$

Die so gefundenen Werte pa sind nun zu addieren, man erhält dann $\Sigma pa = + 6$.

Also die Gesamtsumme aller (positiven und negativen) Abweichungen (das ist eben Σpa) von A (unserer frei gewählten Ausgangsklasse) ist = $+ 6$.

Es finden sich somit auf der rechten, der $+$ -Seite 6 Abweichungen mehr als vorhanden sein dürften, wenn A den wirklichen Mittelwert darstellen würde. Der wirkliche Mittelwert muß also etwas größer sein als A , damit sich alle $+$ - und alle $-$ -Abweichungen von ihm gegenseitig aufheben, ihre Summe = 0 und eben nicht = $+ 6$ sei.

Um nun zu berechnen, wieviel größer M als A ist, also um b zu berechnen, müssen wir nun offenbar den Überschuß an $+$ -Abweichungen = $+ 6$, gleichmäßig auf sämtliche Varianten verteilen, d. h. durch n , im vorliegenden Falle 52, dividieren. Diesen durchschnittlichen $+$ -Zuwachs

der Einzelvariante $\frac{+6}{52} = 0,1154$ oder rund $+0,12$, müssen wir nun als $+b$ auch zu dem Wert der gewählten Ausgangsvariante hinzuzählen, um $A + b = M$, den Mittelwert, zu erhalten; $A = 100$ und $b = +0,12$; somit bekommen wir $M = 100,12$, den Betrag, den wir auch schon oben bei der gewöhnlichen Berechnung gefunden hatten.

Es ist klar, daß wir anstatt der Variantenklasse 100 auch eine andere als Ausgangspunkt für die Berechnung des Mittelwertes hätten wählen können, mit demselben Resultat, aber mit geringerer Vereinfachung der Rechnung. Denn es ist einleuchtend, daß der ganze Vorteil dieser Berechnungsweise darin liegt, daß man als Ausgangspunkt denjenigen wählt, bei dem die Frequenzdifferenz zwischen den symmetrischen Klassen möglichst gering ist, so daß man mit möglichst kleinen Zahlen rechnen kann.

Wir wählen z. B. als Ausgangspunkt A die Klasse 101 und berechnen M wie vorhin.

Korrespondierende Klassen.	Wert	102	103	104	(105)	106
		100	99	98	97	96
$a =$ Abweichung von A		1	2	3	4	5
Frequenz der Plusklassen		6	3	2	0	1
Frequenz der Minusklassen		11	8	7	4	1
Frequenzdifferenz, + oder —		—5	—5	—5	—4	0
Multipliziert mit $a =$		1×-5	2×-5	3×-5	4×-4	5×0
$ap =$		—5	—10	—15	—16	0
Summe aller Abweichungen $\Sigma pa =$		—46				

$$b = \frac{\Sigma pa}{n} = \frac{-46}{52} = -0,8846.$$

und wir erhalten, da $M = A + b$, den Mittelwert als $101 + (-0,8846) = 100,1154$ oder rund 100,12, wie bei den bisherigen Berechnungsweisen.

Wir wollen nun zum Überfluß — das wird dem mathematisch gänzlich ungeübten und unbegabten Leser das Verständnis für die elementare Operation aufzwingen — als Ausgangspunkt A die niederste Variantenrubrik 96 wählen. Dann zeigt die Variationsreihe ausschließlich Plusklassen und keine korrespondierenden Minusklassen oder mit anderen Worten, sämtliche korrespondierenden Minusklassen haben die Frequenz 0. Wir bekommen folgende Aufstellung:

Korrespondierende Klassen.	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106
	(95)	(94)	(93)	(92)	(91)	(90)	(89)	(88)	(87)	(86)
$a =$ Abweichung von A	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Frequenz der Plusklassen	4	7	8	11	9	6	3	2	0	1
Frequenz der Minusklassen	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Frequenzdifferenz	+4	+7	+8	+11	+9	+6	+3	+2	+0	+1
Multipliziert mit $a =$	1×4	2×7	3×8	4×11	5×9	6×6	7×3	8×2	9×0	10×1
$pa =$	4	14	24	44	45	36	21	16	0	10
Summe aller Abweichungen $= \Sigma pa =$	214									

$$b = \frac{\Sigma pa}{n} = \frac{214}{52} = +4,1154$$

und da $M = A + b$,

so erhalten wir für den Mittelwert $M = 96 + 4,1154 = 100,1154$ oder rund 100,12, welchen Wert wir immer erhalten haben.

XI. Die Aufzählungsreihe, die Viertelgrenzen q_1 und q_3 und die Mediane Med .

Wir haben oben schon gesagt, daß die Variationsbreite ein ganz unzuverlässiges Maß der Variabilität ist. Sie ist es deshalb, weil die Grenzen einer

empirischen Variationsreihe in hohem Maße vom Zufall abhängig sind. Hätten wir in unserem fiktiven Falle anstatt 52 Individuen deren viel zahlreichere untersucht, so wäre uns vielleicht ein vereinzelt Individuum mit bloß 93 Organen oder ein solches mit der extremen Zahl von 112 Organen in die Hände geraten. Dadurch wäre die Organisationsbreite von 11 auf 20 gestiegen, hätte sich also nahezu verdoppelt, während wahrscheinlich der Charakter der Population im großen und ganzen derselbe geblieben wäre. Erfahrung und Theorie zeigen, daß der Charakter einer Population am deutlichsten in denjenigen Bezirken der Variationsreihe zum Ausdruck kommt, welche die größte Frequenz aufweisen. Man wird also nach einem Ausdruck für die Variabilität suchen müssen, welcher, obschon aus dem ganzen Material abgeleitet, doch in erster Linie diesen Bezirk charakterisiert. Dies geschieht in oft hinreichender Weise durch das leicht zu berechnende GALTONSCHE Quartil.

Um das Quartil zu berechnen, stellt man zunächst die von JOHANNSEN so genannte Aufzählungsreihe auf. Man nummeriert alle Einzelvarianten der Variationsreihe fortlaufend von links nach rechts und teilt jeder Variantenkategorie ihre Nummern zu, etwa in folgender Weise, die an unserem fiktiven Beispiel demonstriert werden mag.

Variantenklassen	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106
Frequenz, d. h. Anzahl der Individuen in jeder Klasse	1	4	7	8	11	9	6	3	2	0	1
Aufzählungsreihe	1	2, 3, 4, 5	6, 7, 8, 9, 10, 11, 12	13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20	21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31	32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40	41, 42, 43, 44, 45, 46	47, 48, 49	50, 51	52	

Eine derartig disponierte Aufzählungsreihe gibt an und für sich schon ein gutes Bild der Variabilität in der Population und leitet unmittelbar zur graphischen Darstellung über.

Unsere Aufgabe ist nun, die genaue Lage gewisser wichtiger Punkte innerhalb der Variationsreihe festzustellen, nämlich die Viertelsgrenzen. Wo liegt in der Variationsreihe die obere Grenze q_1 des ersten Viertels der Gesamtpopulation, im vorliegenden Falle von 52 Individuen, d. h. wo liegt die Grenze zwischen dem 13. und 14. Individuum? Sodann, wo liegt die Grenze des zweiten Viertels, also der Hälfte der Gesamtpopulation, die sogenannte Hälftegrenze, Med , welche die Population in die untere Hälfte von 26 Individuen und die obere von ebensovielen Individuen trennt. Und wo liegt die Grenze q_3 des dritten Viertels, die Grenze zwischen Individuum No. 39 und Individuum No. 40? Die Antwort gibt die Aufzählungsreihe. Die erste Viertelsgrenze q_1 (zwischen No. 13 und No. 14) liegt in der Variantenkategorie 99, die Hälftegrenze Med (zwischen

No. 26 und No. 27) in der Variantenklasse 100, die dritte Viertelsgrenze q_3 (zwischen No. 39 und No. 40) in der Variantenklasse 101. Die **mittlere Hälfte** der ganzen Population liegt also hier innerhalb der drei Klassen 99, 100 und 101. Diese drei Klassen enthalten, wie leicht ersichtlich, mehr als die Hälfte der ganzen Population.

Aber wir müssen die Grenzen der Viertel genau bestimmen. Das tun wir, indem wir sagen, daß die erste Viertelsgrenze (zwischen Individuum No. 13 und No. 14) zwischen dem 1. und 2. Achtel der Aufzählungsreihe der Variantenklasse 99 liegt, die Hälftegrenze (zwischen Individuum No. 26 und No. 27) zwischen dem 6. und dem 7. Elftel der Aufzählungsreihe der Variantenklasse 100 und die Dreiviertelsgrenze zwischen dem 8. und dem 9. Neuntel der Aufzählungsreihe der Variantenklasse 101.

Das sind nun zwar exakte, aber rechnerisch unbrauchbare Grenzbestimmungen.

Um exakte und rechnerisch brauchbare Grenzbestimmungen zu erhalten, verwandeln wir — es ist dies eine rein mathematische Operation — die Reihe von Ganzvarianten in eine Reihe von kontinuierlichen Varianten. Wir geben jeder Klasse anstatt des Zahlenwertes 1 den Wert des Spielraums 1; anstatt Klasse 96 schreiben wir Klasse 95,5—96,5, anstatt Klasse 97 setzen wir Klasse 96,5—97,5 usw.

Dann können wir sagen: 1 Individuum überschreitet nicht die obere Grenze des Klassenspielraums 95,5—96,5, d. h. die Grenze 96,5; 5 Individuen überschreiten nicht die obere Grenze des Klassenspielraums 96,5—97,5, d. h. die Grenze 97,5; bis zur Grenze 99,5 finden sich 20 Individuen der Population; 46 Individuen überschreiten nicht die Grenze 102,5; kein Individuum überschreitet die Grenze 106,5.

Die 13 ersten Individuen (erste Viertelsgrenze) überschreiten nicht die Grenze von $\frac{1}{8}$ Spielraum der Klasse 98,5—99,5. $\frac{1}{8}$ dieses Spielraums ist = 0,125 Spielraum. Also überschreiten die 13 ersten Individuen nicht die Grenze $98,5 + 0,125 = 98,625$. Die erste Viertelsgrenze q_1 liegt bei 98,625.

Die 26 ersten Individuen (Hälftegrenze) überschreiten nicht die Grenze von $\frac{6}{11}$ Spielraum der Klasse 99,5—100,5. $\frac{6}{11}$ Spielraum = 0,5454 Spielraum. Die Hälftegrenze = *Med* liegt bei $99,5 + 0,5454 = 100,045$.

Die 39 ersten Individuen (dritte Viertelsgrenze) überschreiten nicht die Grenze von $\frac{8}{9}$ Spielraum der Klasse 100,5—101,5. $\frac{8}{9}$ Spielraum = 0,889 Spielraum. Die Dreiviertelsgrenze q_3 liegt also bei $100,5 + 0,889$, d. h. bei 101,389.

Die erste Viertelsgrenze wird mit dem Symbol q_1 , die dritte mit q_3 bezeichnet. Die Hälftegrenze nannte GALTON die *Mediane* = *Med*.

In unserem Falle ist also $q_1 = 98,625$

$$Med = 100,045$$

$$q_3 = 101,389.$$

In der obigen Aufzählungsreihe S. 217 sind diese Grenzen mit ihren Symbolen bezeichnet.

Bevor wir weitergehen, wollen wir noch eine vereinfachte Darstellung unserer fiktiven Variationsreihe geben, mit Berücksichtigung ihrer Umwandlung in eine

Reihe von kontinuierlichen oder Klassenvarianten, bei zusammengezogener Eintragung der Aufzählungsreihe und Angabe der Grenzen q_1 , Med und q_3 .

Anzahl der Organe pro Individuum. Ganzvarianten . . .	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106
Umgewandelt in kontinuierliche Variation, Variantenklassen	95,5–96,5	96,5–97,5	97,5–98,5	98,5–99,5	99,5–100,5	100,5–101,5	101,5–102,5	102,5–103,5	103,5–104,5	104,5–105,5	105,5–106,5
Klassenfrequenz	1	4	7	8	11	9	6	3	2	0	1
Aufzählungsreihe	1	5	12	20	31	40	46	49	51	51	52
		98,625	100,054	101,389							
		q_1	Med	q_3							
		13 Individ.	26 Individ.	39 Individ.							

Die Zahlen der Aufzählungsreihe geben an, wie viele Individuen bis zu der über ihnen angegebenen Klassengrenze, 96,5; 97,5; 98,5 usw. vorkommen.

XII. Der Hälftespielraum.

Die Grenzen q_1 , Med und q_3 teilen die ganze Variationsreihe in 4 Spielräume, von denen jeder gleichviel Varianten, nämlich $\frac{1}{4}$ der ganzen Population n enthält. Die beiden mittleren Viertelspielräume, rechts und links von der Mediane, $q_3 - q_1$, werden zusammen als der zentrale Hälftespielraum bezeichnet. Sie bezeichnen die zuverlässigste Variationsgegend¹⁾, die am wenigsten veränderlich ist, wo die größte Frequenz vorkommt, wo infolgedessen die bei erweiterter Erfahrung, d. h. bei Vergrößerung der untersuchten Variantenzahl, neu hinzutretenden Varianten das Bild der Variation nicht wesentlich zu verändern vermögen. Deshalb ist der Hälftespielraum ein recht gutes Maß für die Variation, während die äußeren Viertelspielräume dazu ungeeignet sind, da bei der nach außen zunehmend geringen Frequenz ihrer Variationsklassen jeder neue Fall das Bild unter Umständen nicht unbeträchtlich verändern kann.

Es leuchtet auch ohne weiteres ein, daß je enger der Hälftespielraum ist, je mehr sich die Hälfte aller Varianten in der Mediane und ihrer nächsten Umgebung zusammendrängen, um so geringer die Variation ist, um so mehr der Klassenwert der Mediane als für die Population typisch gelten kann.

XIII. Galtons Quartil.

Den Wert des Hälftespielraums erhält man leicht, wenn man q_1 von q_3 subtrahiert, also Hälftespielraum = $q_3 - q_1$; in unserem fiktiven Beispiel $101,389 - 98,625 = 2,764$, also 2,764 Einheiten des auf seine Zahl bei jedem Individuum untersuchten Organs. GALTON dividiert nun diese Größe durch zwei und nennt die so gewonnene Zahl, also die Hälfte des Betrages des Hälftespielraums, **Quartil** = Q .

Die Formel für die Berechnung des Quartils Q ist also

$$Q = \frac{q_3 - q_1}{2}$$

in unserem Beispiel = $\frac{2,764}{2} = 1,382$.

¹⁾ Dies gilt indes nur bei annähernd binomialer Verteilung der Varianten, worüber später.

Diese Zahl ist eine benannte Zahl, sie nennt die Zahl von Organ-einheiten.

Wir können mit GALTON die Mediane (*Med*), also die Grenze zwischen der ersten Hälfte sämtlicher Varianten und der zweiten Hälfte derselben, als Ausgangspunkt für die Zählung der Abweichungen, als Null-Punkt benutzen. Die Varianten rechts von (oberhalb) der Mediane sind dann Plusvarianten (+*V*), diejenigen links von (unterhalb) der Mediane sind dann Minusvarianten (–*V*). Von den Varianten der Klasse, zu der die Mediane selbst gehört (99,5–100,5), muß man in unserem Falle sechs ($= 54,5\%$) zu den Minusvarianten, und fünf ($= 45,5\%$) zu den Plusvarianten rechnen. Es ist leicht, den Viertelspielraum (Q_1) von q_1 bis zur Mediane *Med* zu berechnen. $Q_1 = q_1 - Med$. In unserem Beispiel $98,625 - 100,045 = -1,420$.

Ebenso leicht ist die Berechnung des dritten Viertelspielraums Q_3 von der Mediane aus. Q_3 ist $= q_3 - Med = 101,389 - 100,045 = +1,344$.

Indem nun GALTON als Quartil die Hälfte des zentralen Hälftenspielraums auffaßt, will er offenbar für das Quartil einen Durchschnittswert einführen, der ebensogut oberhalb der Mediane (dem 0-Punkt) als unterhalb derselben liegen, + oder – sein kann. Wir erhalten den numerischen Durchschnittswert, indem wir Q_1 ($= -1,420$) und Q_3 ($= +1,344$) ohne Rücksicht auf das Vorzeichen addieren und durch 2 dividieren. Q ist dann $= \pm \frac{1,420 + 1,344}{2} = \pm \frac{2,764}{2}$.

$$Q = \pm 1,382.$$

Da nun Q für jede Population eine gegebene, unveränderliche, konstante Größe ist (der halbe zentrale Hälftenspielraum), so ist einleuchtend, daß ich als Ausgangspunkt, als 0-Punkt, von dem aus ich Q_1 und Q_3 berechne, irgendeinen beliebigen Punkt, es braucht gar nicht die Mediane zu sein, wählen kann, der innerhalb des Hälftenspielraums, d. h. zwischen q_1 und q_3 liegt. Wähle ich einen Punkt, näher bei q_1 , so nimmt die Minusziffer ab und die Plusziffer zu, das numerische Mittel von $Q_1 + Q_3$ bleibt unverändert. Wähle ich einen Punkt näher bei q_3 , so wächst die Minusziffer und verkleinert sich die Plusziffer, das numerische Mittel bleibt unverändert. Die Frage ist die, welchen Punkt werde ich wohl am besten wählen. Die Antwort kann doch wohl nur so lauten: ich wähle denjenigen Punkt, von dem am ehesten zu erwarten ist, daß er den Hälftenspielraum möglichst genau halbiert, so daß sein Abstand (Q_3) von q_3 wahrscheinlich ziemlich gleich seinem Abstand (Q_1) von q_1 sein wird und ein jeder dieser Abstände annähernd $= Q$. Größere Wahrscheinlichkeit als die Mediane (*Med*), den Hälftenspielraum exakt zu halbieren, hat der Mittelwert M (der Durchschnittswert aller Varianten).

Für unser fiktives Beispiel haben wir den Mittelwert M schon S. 213 und 216 berechnet. Er beträgt 100,1154. Wir berechnen nun die Abstände von q_1 und q_3 von M als dem angenommenen 0-Punkt. Vorhin haben wir diese Abstände für die Mediane (*Med*) als 0-Punkt berechnet.

$$Q_1 \text{ für } M \text{ als 0-Punkt ist} = q_1 - M = 98,625 - 100,115 = -1,490$$

$$Q_3 \text{ „ } M \text{ „ „ „} = q_3 - M = 101,389 - 100,115 = +1,274$$

$$Q \text{ ist} = \pm \text{numerisches Mittel von } Q_1 \text{ und } Q_3 = \pm \frac{1,490 + 1,274}{2} = \pm 1,382.$$

Unsere Vermutung hat sich bei dem fiktiven Beispiel, wie man sieht, zufällig nicht bestätigt. Vielmehr halbiert im vorliegenden Falle die Mediane den zentralen Hälftenspielraum genauer als der Mittelwert.

Die Bedeutung des Quartils kann man mit JOHANNSEN in folgender Weise klar machen. Wir mischen — in unserem supponierten Beispiel — die ganze Population durcheinander und nehmen ohne Auswahl, aufs Geratewohl, ein Individuum nach dem anderen wieder heraus, um die Zahl seiner in Untersuchung stehenden Organe zu bestimmen. Nach jeder Zählung legen wir jedes Individuum wieder auf den Haufen zurück, den wir wieder durcheinandermischen. Da nun die Hälfte aller Individuen im Hälftenspielraum, also innerhalb $\pm Q$ liegt und die andere Hälfte außerhalb, so ist natürlich die Wahrscheinlichkeit exakt gleichgroß, daß das aufs Geratewohl dem Haufen entnommene Individuum innerhalb $\pm Q$ als außerhalb liegt. Die Wahrscheinlichkeit ist für den einen wie für den anderen Fall $= \frac{1}{2}$ oder 0,5. Deshalb bezeichnet man das Quartil ($\pm Q$) auch als die wahrscheinliche Abweichung. Vielleicht wäre es bezeichnender, wenn man es als die von den Plus- und Minus-Grenzpunkten der völligen Unsicherheit (von 0 aus gemessen) begrenzte Strecke der Variationsreihe nennen würde. Denn rückt man diese Punkte näher an den 0-Punkt heran, ohne den Charakter der Population zu verändern, so enthält die begrenzte Strecke nicht mehr die Hälfte der Population, und die Wahrscheinlichkeit wird jetzt schon größer, daß ein willkürlich herausgegriffenes Individuum dem Bezirke außerhalb, als dem Bezirke innerhalb der Grenzpunkte angehört. Und umgekehrt! Die verschobenen Punkte sind dann selbstverständlich nicht mehr die Grenzpunkte des Quartils, denn das Quartil ist ja, wie wir wissen, für jede Population eine unveränderliche Größe.

XIV. Der Quartilkoeffizient.

Da das Quartil ein absolutes Maß und eine benannte Zahl ist, so ist es für eine Vergleichung der Variabilität verschiedener Merkmale ungeeignet. Wenn z. B. das Quartil eine Anzahl Millimeter, sagen wir 10 mm, angibt, so kann ich ja nicht zum Vergleich das Quartil einer Population, die ich auf die Anzahl bestimmter meristischer Merkmale bei den verschiedenen Varianten untersuche, oder das Quartil einer Population, deren einzelne Varianten ich auf das Gewicht untersuche, in Millimetern ausdrücken. Um vergleichbare Maße zu erhalten, muß ich das Quartil durch ein relatives Maß ersetzen, das durch eine unbenannte, allgemein vergleichbare Zahl ausgedrückt wird. So kann ich z. B. den Quotienten benutzen, den man erhält, wenn man das Quartil Q durch die Mediane Med , oder wenn man das Quartil Q durch den Mittelwert M dividiert. Um bei unserem supponierten Fall zu bleiben, so wäre

$$\frac{Q}{M} = \frac{\pm 1,382}{100,115} = \pm 0,013804$$

$$\text{oder } \frac{Q}{Med} = \frac{\pm 1,382}{100,045} = 0,013814.$$

Es ist Usus, das Quartil in Prozenten des Mittelwertes oder der Mediane anzugeben. Um diese Prozente, d. h. Hundertstel des Mittelwertes resp. der Mediane zu erhalten, hat man selbstverständlich M oder Med mit 100 zu dividieren, also

$$\frac{Q}{M} \text{ in Prozenten von } M \text{ ausgedrückt ist} = \frac{Q}{\left(\frac{M}{100}\right)} = \frac{1,382}{1,00115} = \pm 1,3804 \%$$

$$\frac{Q}{Med} \text{ in Prozenten von } Med \text{ ausgedrückt ist} = \frac{Q}{\left(\frac{Med}{100}\right)} = \frac{1,382}{1,00045} = \pm 1,3814 \%$$

Anstatt den Nenner mit 100 zu dividieren, kann man bekanntlich den Zähler, oder, was auf das Gleiche herauskommt, den Quotienten mit 100 multiplizieren.

$$\frac{Q}{\left(\frac{M}{100}\right)} = \frac{100 Q}{M} \text{ und } \frac{Q}{\left(\frac{Med}{100}\right)} = \frac{100 Q}{Med}$$

Der Grund, weshalb man es vorzieht, das Quartil in Prozenten des Mittelwertes resp. der Mediane anzugeben, ist einfach der, daß man lange Zahlen mit vielen Dezimalstellen vermeiden will.

Die Ausdrücke $\frac{100 Q}{M}$ oder $\frac{100 Q}{Med}$ werden als Quartilkoeffizienten bezeichnet. Da beide nicht identisch sind (sie sind nur identisch, wenn M zufällig mit Med zusammenfällt), so muß man sie auch auseinanderhalten. Man kann beispielsweise den ersteren Ausdruck als M -Quartilkoeffizienten und den zweiten als Med -Quartilkoeffizienten bezeichnen.

Die Quartilkoeffizienten irgendwelcher beliebigen Populationen, die man auf irgendein beliebiges Merkmal untersucht, sind direkt miteinander vergleichbar, sie sind relative Werte und unbenannte Zahlen.

JOHANNSEN untersuchte eine und dieselbe Bohnenpopulation sowohl auf die Variation in der Breite, als auf die Variation in der Länge der Bohnen.

Für die Breite fand er als Mittelwert M (durchschnittliche Breite) 14,96 mm und als Quartil Q der Breite $\pm 1,06$ mm. Für die Länge erhielt er als Mittelwert M 24,36 mm und als Quartil Q der Länge $\pm 1,86$ mm. Absolut gemessen ist also hier die Variation in der Länge viel größer als in der Breite. Aber diese absoluten Zahlen lassen sich nicht vergleichen, sie berechtigen nicht zu dem Schlusse, daß die Variabilität in der Länge größer sei als die Variabilität in der Breite. Wenn wir aber das Quartil der Breite zu der durchschnittlichen Breite, das Quartil der Länge zu der durchschnittlichen Länge in Beziehung setzen, wie dies bei der Berechnung des Quartilkoeffizienten geschieht, so erhalten wir offenbar vergleichbare Zahlen.

$$\text{Der } M\text{-Quartilkoeffizient der Breite } \left(\frac{100 Q}{M}\right) \text{ ist} = \frac{106}{14,96} = 7,086$$

$$\text{Der } M\text{-Quartilkoeffizient der Länge } \left(\frac{100 Q}{M}\right) \text{ ist} = \frac{186}{24,36} = 7,635$$

Die beiden Quartilkoeffizienten sind also annähernd gleichgroß, und man wird nach dieser Variabilitätsbestimmung nicht behaupten können, daß die Variabilität der Länge erheblich größer sei als diejenige der Breite.

XV. Die Behandlung der Reihenvariation bei gebrochenzahligen (kontinuierlichen) Varianten. Vorbemerkungen.

Wird eine Population auf ein Merkmal untersucht, das gewogen oder gemessen werden kann, oder kommen Proportionen, Verhältnisse (eventuell natürlich auch Verhältnisse zwischen Ganzvarianten) in Betracht, so werden die einzelnen Varianten nicht bloß durch ganze Zahlen, sondern durch Bruchteile ganzer Zahlen charakterisiert, die verschwindend klein werden können. Die Unterschiede zwischen den Varianten einer subtil untersuchten Population werden um so kleiner, je zahlreicher die untersuchte Population ist. Werden viele Tausende von Varianten untersucht, so bietet die Reihe der Varianten meist das Bild einer überaus fein abgestuften Skala, einer fast kontinuierlichen Gewichts- bzw. Größenzunahme (resp. -abnahme).

Um nun die Variabilität eines solchen Merkmals in einer Population zu messen, ist es nötig, die Varianten zu klassifizieren, die Variationsreihe künstlich in einzelne Abschnitte einzuteilen, die man Klassen nennt. Daher auch der Name „Klassenvarianten“ im Gegensatz zu den Ganzvarianten. Man muß natürlich unter allen Umständen allen Klassen den gleichen äquidistanten Spielraum geben.

XVI. Aufstellung einer Variationsreihe von kontinuierlichen, d. h. Klassenvarianten. Fiktives Beispiel.

Ich habe an einer Lokalität 52 Individuen einer Tierart gesammelt und will diese Population auf ihre Variabilität in der Länge untersuchen. Es sei gleich vorausgeschickt, daß die „Technik der Messungen“ für die biometrische Behandlung des Problems nicht in Frage kommt. Denn es wird immer angenommen, sie sei vollkommen zuverlässig, die einzelnen Maße seien exakt, alle Exemplare seien intakt, alle erwachsen usw. usw. Die Längenmaße der 52 Individuen, welche die Messung ergab, führen wir hier in der zufälligen Reihenfolge an, in der sie gewonnen wurden, und zwar in Millimetern, mit einer Genauigkeit bis zu $\frac{1}{10}$ mm.

Die niederste Variante ist hier 95,6, die höchste 105,6. Als Variationsbreite ergibt sich (vgl. S. 213) $105,6 - 95,6 = 10$ mm.

Am zweckmäßigsten teilen wir nun wohl im vorliegenden Falle das Variantenmaterial in 1 mm-Klassen, d. h. in Klassen von je 1 mm Spielraum, ein. Die erste Klasse umfaßt dann den Spielraum 95,5 mm—96,5 mm; die zweite den Spielraum von 96,5—97,5 mm; die dritte den Spielraum von 97,5—98,5 mm usw. Habe ich Varianten gefunden, die bei sorgfältigster Messung genau an der Grenze von 2 Klassen zu stehen scheinen, z. B. 96,5, 100,5 usw., so teile ich sie entweder der unmittelbar höheren oder der unmittelbar niedrigeren Klasse zu, indem ich bedacht bin, auszugleichen, weder die höheren noch die niederen Klassen zu bevorzugen,

indem ich mich beispielsweise bestrebe, solche Grenzwerte ebenso häufig der höheren als der niederen Klasse zuzuteilen.

Jetzt bringen wir die 52 Einzelvarianten in ihren Klassen unter und ordnen alle Klassen mit allen ihren Varianten in einer nach rechts aufsteigenden Reihe an. Wir erhalten dann folgende Aufstellung:

Varianten- klassen- Spielraum	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106
	95,5—96,5	96,5—97,5	97,5—98,5	98,5—99,5	99,5—100,5	100,5—101,5	101,5—102,5	102,5—103,5	103,5—104,5	104,5—105,5	105,5—106,5
Aufzählungs- reihe	1) 95,6	2) 96,8	6) 97,6	13) 98,6	21) 99,6	32) 100,6	41) 101,7	47) 102,8	50) 103,8	—	52) 105,6
		3) 97,3	7) 97,6	14) 98,7	22) 99,6	33) 100,6	42) 101,8	48) 103,0	51) 103,9		
		4) 97,3	8) 97,7	15) 98,9	23) 99,6	34) 100,7	43) 101,9	49) 103,2			
		5) 97,3	9) 97,7	16) 98,9	24) 99,7	35) 100,7	44) 102,0				
			10) 97,8	17) 98,9	25) 99,8	36) 100,8	45) 102,2				
			11) 98,4	18) 99,0	26) 99,9	37) 100,8	46) 102,4				
			12) 98,4	19) 99,1	27) 100,1	38) 101,0					
				20) 99,4	28) 100,1	39) 101,3					
					29) 100,3	40) 101,4					
					30) 100,4						
					31) 100,4						
Klassen- frequenz	1	4	7	8	11	9	6	3	2	0	1
Mittelwert der Varianten einer jeden Klasse	95,6	97,175	97,89	98,94	99,95	100,88	102,00	103,00	103,85	—	105,6

Der Einfachheit halber bezeichnen wir nun die einzelnen Variantenklassen mit dem Mittelwert ihres Spielraums. Wir nennen

die 95,5 mm—96,5 mm-Klasse die 96 mm-Klasse

„ 96,5 mm—97,5 mm- „ „ 97 mm- „

„ 97,5 mm—98,5 mm- „ „ 98 mm- „ u. s. f.

Diese Bezeichnungen sind in unserer Tabelle in der obersten Querreihe schon eingeführt.

Wir operieren aber auch bei unseren weiteren biometrischen Berechnungen mit den Zentren der Klassenspielfräume (Z), obschon das kein ganz exaktes Verfahren ist. Es wäre nur dann ein striktes exaktes Verfahren, wenn sich die Varianten einer jeden Klasse gleichmäßig im Klassenspielraum verteilen würden, und wenn ihr Mittelwert (im vorliegenden Falle also ihre durchschnittliche Länge) mit der Mitte des Klassenspielraums zusammenfallen würde. Das ist nur selten der Fall. Für unser fiktives Beispiel sind in der untersten Querreihe der Tabelle die Mittelwerte der Varianten (V) der einzelnen Klassen angegeben. Sie stimmen nur bei den Klassen 102 und 103 mit der Mitte des Klassenspielraums (Z) genau überein. Man sieht auch bei der Inspektion der Aufzählungsreihe, daß sich die Varianten durchaus nicht gleichmäßig im Klassenspielraum verteilen.

Immerhin ist in den meisten Fällen das Resultat der abgekürzten und vereinfachten Rechnungsweise hinreichend genau. In unserem supponierten Falle ergibt die genaue Berechnung des Mittelwertes (der durchschnittlichen Länge) M der Population (indem man die Längen aller einzelnen Varianten addiert = 52 027 mm,

und durch die Gesamtzahl der Varianten = 52 dividiert), eine mittlere Länge von 100,05 mm. Selbstverständlich erhält man das gleiche Resultat, wenn man nach der Formel $M = \frac{\sum pV}{n}$ für V den Mittelwert einer jeden Variantenklasse einsetzt, mit der Klassenfrequenz p multipliziert, die so erhaltenen Produkte addiert und die Summe der Produkte durch die Gesamtzahl der Varianten n dividiert.

Setzt man aber für V nach dem vereinfachten und abgekürzten, aber nur approximativen Verfahren die Werte der Klassenmitten (Z) 96, 97, 98, 99, 100 usw. ein, die alle äquidistant sind, so erhält man für die durchschnittliche Länge M der supponierten Population den Annäherungswert 100,12 mm.

Bezeichnen wir die Differenz zwischen Z (der Klassenmitte) und V (dem Mittelwert der Klasse) als $\pm \delta$, so gibt also δ den Fehler an, den man bei der biometrischen Behandlung einer jeden kontinuierlichen Variation bei jeder Klasse dadurch begeht, daß man nicht genau übereinstimmende Einzelbeobachtungen zu Gruppen, zu Klassen, zusammenfaßt, also z. B. alle Einzelvarianten 98,5—99,5 mm in eine Klasse mit dem Klassenmittelpunkt $Z = 99$ unterbringt. In unserem Falle ist der Mittelwert der 8 in diese Klasse fallenden Varianten (V) = 98,94 mm. Die Differenz, die Abweichung $Z - V = \delta$ beträgt also für die 99 mm-Klasse — 0,06 mm. Dies ist der Fehler, den wir bei dieser Klasse begehen, wenn wir annehmen, daß alle Einzelvarianten dieser Klasse 99 mm lang sind, oder, was auf dasselbe herauskommt, wenn wir annehmen, die Einzelvarianten seien gleichmäßig im Klassenspielraum zerstreut. Die Größe des Gesamtfehlers für die ganze Population $\sum \delta$ hängt offenbar, allgemein betrachtet, von verschiedenen Faktoren ab. Einmal natürlich von der Größe, die wir den Klassenspielräumen geben. Je größer der Klassenspielraum, um so größer durchschnittlich der Fehler. Ferner von der Klassenfrequenz. Je größer diese ist, um so kleiner ist ceteris paribus durchschnittlich der Fehler. Sodann von der Art der Variantenverteilung, von der Form der eingipfligen Variationskurve der ganzen Population. Je mehr sich diese Verteilung der symmetrischen nähert, um so kleiner wird der Fehler. Er wird umgekehrt um so größer, je stärker asymmetrisch die Variantenverteilung ist. Bei einer extrem asymmetrischen Verteilung, welcher eine einseitige, schiefe Kurve entspricht, müssen die Klassen sehr eng gemacht, d. h. die Klassifikation sehr fein abgestuft eingerichtet werden, wenn der Fehler nicht beträchtlich werden soll. Hier überzeugt man sich ja besonders leicht davon, daß in jeder Variantenklasse die Einzelvarianten nicht gleichmäßig symmetrisch um den Mittelpunkt des Klassenspielraums gruppiert sind (so daß dieser mit dem Mittelwert zusammenfiel), sondern daß diese Verteilung eine asymmetrische ist, daß sich die Frequenz innerhalb eines jeden Klassenspielraumes nach jener Plus- oder Minusrichtung hin verdichtet, gleichsam staut, in welcher die Klasse mit der größten Frequenz (der Kurvengipfel) liegt. Bei einer extrem asymmetrischen Variantenverteilung wird also die Summe aller Fehler ($\sum \delta$) ein positives oder negatives Vorzeichen haben, je nachdem die Klasse der größten Frequenz am Plus- oder Minusende der Variationsreihe liegt. Dagegen werden die auftretenden Plus- und Minuswerte von δ sich, wenn man sie bei der ganzen Population zusammenzählt, um so mehr

ausgleichen, $\Sigma \delta$ sich um so mehr 0 nähern, je symmetrischer die Variantenverteilung wird. Wir werden später den Einfluß hervorheben, den die δ -Fehler auf die Ermittlung der sogenannten Standardabweichung ausüben können.

Der Leser hat schon gemerkt, daß, indem wir Z anstatt V verwenden (Einsetzen der Mitten Z der Klassenspielfräume für V), indem wir jede Klasse von kontinuierlichen Varianten sich durch das Zentrum ihres Spielraumes repräsentieren lassen, wir dabei unter Einbuße an Genauigkeit, die Reihe von kontinuierlichen oder Klassenvarianten in eine Reihe von Ganzvarianten umwandeln. Die weitere Behandlung der Reihe, Feststellung der Viertelsgrenzen, der Mediane, Berechnung des Quartils und des Quartilkoeffizienten geschieht nun genau nach der Anleitung, die wir oben für die Berechnung dieser Werte bei einer Population von Ganzvarianten gegeben haben. Der Leser hat ferner konstatiert, daß unsere durch Umwandlung der fiktiven Reihe von kontinuierlichen Varianten erhaltene Reihe von Ganzvarianten identisch ist mit der fiktiven Reihe von Ganzvarianten, mit der wir bei der biometrischen Untersuchung der Ganzvarianten operiert haben. Wir haben eben absichtlich die Längenmaße der 52 Einzelvarianten so gewählt, daß diese Übereinstimmung bei der Umwandlung zustande kommen mußte.

XVII. Übungen in der Berechnung des Mittelwertes M und der Viertelsgrenzen q_1 und q_3 , der Mediane Med , des Quartils Q und des Quartilkoeffizienten (der sogenannten „Konstanten“).

Bevor wir zur graphischen Darstellung der Variation übergehen, wollen wir uns an einigen Beispielen in der Berechnung des Mittelwertes M , der Viertelsgrenzen q_1 und q_3 , der Mediane Med , des



Fig. 70.

Schale von *Litorina litorea*,

nach BUMPUS.

$AB = \text{Länge } L,$

$CD = \text{Breite } B.$

Quartils Q und des Quartilkoeffizienten üben. Wir wählen nunmehr tatsächliche Untersuchungen und zwar zunächst solche, die über die Variabilität von Merkmalen angestellt worden sind, die durch relative Zahlen angegeben werden. H. C. BUMPUS hat die Variabilität des Gehäuses der gemeinen marinen Uferschnecke *Litorina litorea* L.¹⁾ nach verschiedenen Richtungen hin untersucht. Er wollte feststellen, ob diese Schneckenart in Nordamerika, wo sie sich nach der Mitte des 19. Jahrhunderts eingebürgert hat und sehr gemein geworden ist, gegenüber der europäischen Stammform in charakteristischer Weise verändert hat. Eines der Merkmale, die er untersuchte, war die relative Breite der Schale, das Verhältnis ihrer Breite zur Länge, sagen wir kurz der Breitenindex, in Prozenten ausgedrückt. Bezeichnen wir die Länge mit L , die Breite mit B , so wäre der Ausdruck für den Breitenindex $\frac{B \times 100}{L}$. Was unter Breite und unter Länge verstanden ist, ergibt sich aus der Figur 70. Die absolute Länge (auch Höhe genannt) schwankt um etwa 2 cm. BUMPUS untersuchte je 1000 Individuen von 3 englischen und 10 nordamerikanischen Lokalitäten. Die Breitenindizes der einzelnen Individuen bilden also hier bei der biometrischen Untersuchung die Einzelvarianten. Ihr Wert muß meist in gebrochenen Zahlen ausgedrückt werden. Innerhalb einer jeden Population von 1000 Individuen ($n = 1000$) bilden die

¹⁾ BUMPUS schreibt *Littorina littorea*.

Varianten eine sehr kontinuierliche Reihe, die nun in äquidistante Klassen einzuteilen ist. Als Klassenspielraum hat BUMPUS 1% angenommen.

Wir wählen zu unserer kleinen biometrischen Untersuchung zunächst eine der englischen Populationen. Die Variantenklassen bezeichnen wir mit dem Werte des Zentrums ihres Spielraums. Wenn wir also in der Variantenklasse 91 169 Individuen (das ist die Frequenz p der Klasse) antreffen, so will das heißen, daß die Breitenindizes aller dieser Individuen (eines jeden von ihnen) zwischen 90,5 und 91,5% liegen. Haben wir die Verteilung der Einzelvarianten (der Individuen) in die Variantenklassen durchgeführt, so erhalten wir folgende Aufstellung:

Variantenklassen (%)	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98
Frequenzen	1	4	4	25	38	77	101	174	169	155	120	56	45	22	8	1

Die Variationsbreite ist $98,5 - 82,5 = 16$, wenn man von der unteren Grenze des ersten bis zur oberen Grenze des letzten Klassenspielraums rechnet, 15, wenn man von der Mitte des ersten bis zur Mitte des letzten zählt. Wir berechnen zunächst nun den Mittelwert M (den Durchschnittswert aller Varianten) nach der vereinfachten Methode, die Seite 214 u. ff. angegeben wurde.

Als A wählen wir die Klasse 91.

Die korrespondierenden Klassen

sind dann:	+	-	Klassen	92	93	94	95	96	97	98	99
	-	-	Klassen	90	89	88	87	86	85	84	83
$a =$ Abweichung von A	\pm			1	2	3	4	5	6	7	8
Frequenz der + - Klassen	.	.		155	120	56	45	22	8	1	—
„ „ - Klassen	.	.		174	101	77	38	25	4	4	1
Frequenzdifferenz	+	-		—	19	—	7	—	4	—	—
„	-	+		19	—	21	—	3	—	3	1
Multipliziert mit a :	+	-	Werte	—	38	—	28	—	24	—	—
	-	+	Werte	19	—	63	—	15	—	21	8
Summe der + - Werte =				90							
Summe der - - Werte =				126							
Gesamtsumme Σpa				= - 36.							

Wir berechnen jetzt b , die Abweichung A von M , b ist $= \frac{\Sigma pa}{n}$ und, da n hier = 1000, so er-

halten wir für b den Wert $\frac{-36}{1000} = -0,036$.

Jetzt können wir den Mittelwert M berechnen, denn M ist $= A + b$, und sowohl A als b sind ja jetzt bekannt.

$$M = 91\% + (-0,036\%) = 90,964\%.$$

Wir wollen jetzt zur Berechnung des Quartils schreiten und zunächst mit Hilfe der Aufzählungsreihe die Viertelsgrenzen q_1 und q_3 und die Mediane Med bestimmen.

Variantenklassen	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98
Frequenzen	1	4	4	25	38	77	101	174	169	155	120	56	45	22	8	1
Aufzählungsreihe	1	5	9	34	72	149	250	424	593	748	868	924	969	991	999	1000

Wo die obere Grenze des ersten Viertels der Population (250 Individuen), der Punkt q_1 liegt, ist hier zufällig ohne weiteres ersichtlich. Sie befindet sich exakt halbwegs zwischen den Variantenklassen 89 und 90. Also hat sie den Wert 89,5. Die Hälftegrenze, d. h. die Mediane Med , unterhalb welcher die erste Hälfte der Population mit 500 Individuen ihren Platz hat, liegt augenscheinlich zwischen Klasse 91 und 92. Bis zum Punkt 91,5 finden sich 593 Individuen, zwischen Punkt 90,5 und 91,5 (in der 91-Klasse) befinden sich 169 Individuen. Die Stelle der Mediane in der Klasse 91 wird nun offenbar bezeichnet durch den Punkt, wo das 76. Individuum dieser Klasse liegt. Diese Zahl erhält man, wenn man von 169 die Zahl 93, um welche die Hälftezahl 500 bei dem Punkte 91,5 überschritten wird, abzieht.

Wenn nun 169 Individuen die Grenze 90,5 um einen Spielraum überschreiten, um welche Strecke überschreiten 76 Individuen diese Grenze? Wir haben die Gleichung $169 : 1 = 76 : x$

$$x = \frac{76}{169} = 0,45.$$

Die Antwort ist also: das 76. Individuum der Variantenklasse 91, d. h. das letzte Individuum (No. 500) der ersten Hälfte der Gesamtpopulation überschreitet die untere Grenze des Klassenspielraums (90,5) in einem Abstände von 0,45 Klassenspielraum von dieser Grenze.

Wir müssen also 0,45 zu 90,5 hinzuzählen, um den Wert für die Mediane zu erhalten. Die Mediane *Med* hat somit den Wert 90,95%.

Die Dreiviertelgrenze (q_3), zwischen dem Individuum 750 und 751 liegt offenbar in der Variantenklasse 93, ganz am Anfang ihres Spielraumes. Denn bis zur unteren Grenze dieser Klasse finden sich schon 748 Individuen der Gesamtpopulation, und es bedarf also nur noch zweier Individuen bis zur q_3 -Grenze. Die Klasse 93 (Spielraum 92,5—93,5) enthält 120 Varianten. Wenn nun 120 Varianten die untere Grenze dieser Klasse um einen ganzen Spielraum überschreiten, um welche Strecke überschreiten sie 2 Varianten? Wir haben die Gleichung: $120 : 1 = 2 : x$

$$x = \frac{2}{120} = 0,017.$$

Wir müssen also 0,017 zu 92,5 hinzufügen, um den Wert für q_3 , die Dreiviertelgrenze, zu erhalten. q_3 hat somit den Wert von 92,517 oder rund 92,52%.

Nun lassen sich die Spielräume für die vier Viertel der Gesamtpopulation von 1000 Varianten leicht berechnen.

Der Spielraum des ersten Viertels ist = $89,5 - 82,5 = 7\%$ (da der Klassenspielraum = 1%)
 „ „ „ zweiten „ „ = $90,95 - 89,50 = 1,45\%$
 „ „ „ dritten „ „ = $92,52 - 90,95 = 1,57\%$
 „ „ „ vierten „ „ = $98,50 - 92,52 = 5,98\%$.

Die Summe aller von ihrer unteren bis zu ihrer oberen Grenze gemessenen 4 Viertel-Spielräume: $7 + 1,45 + 1,57 + 5,98 = 16\%$ muß natürlich gleich sein der gesamten Variationsbreite der Population von der unteren Grenze der niedrigsten Klasse bis zur oberen Grenze der höchsten Klasse gemessen. Diese Variationsbreite (siehe S. 227) war in der Tat 16.

Der zentrale Hälftenspielraum, q_1 bis q_3 , d. h. der Spielraum, in dem sich die mittlere Hälfte der ganzen Population, die 250 Varianten des zweiten und die 250 Varianten des dritten Viertels der Population befinden, beträgt also $1,45 + 1,57 = 3,02\%$.

Die beiden Außenviertel, welche die andere Hälfte der Population enthalten, haben dagegen zusammen einen Spielraum von $7 + 5,98 = 12,98\%$.

Das GALTONsche Quartil hat die Formel: $Q = \pm \frac{q_3 - q_1}{2}$. Setzen wir nun die Werte ein, so erhalten wir $Q = \frac{92,52 - 89,50}{2} = \frac{3,02}{2} = \pm 1,51\%$.

Wir überzeugen uns nochmals, daß der Hälftenspielraum und das Quartil, jedenfalls für eine Form der Variabilität, wie die vorliegende, ein gutes Maß derselben darstellt.

Wir wollen nun noch die Quartilkoeffizienten bestimmen, den *M*-Koeffizienten und den *Med*-Koeffizienten (vgl. S. 221—222).

$$\text{Der } M\text{-Quartilkoeffizient} = \frac{100 Q}{M} = \frac{100 \times 1,51}{90,964} = 1,66.$$

$$\text{Der } Med\text{-Quartilkoeffizient} = \frac{100 Q}{Med} = \frac{100 \times 1,51}{90,95} = 1,66.$$

Die beiden anderen englischen *Litorina*-Populationen zeigten ganz ähnliche Verhältnisse, wie die im vorstehenden analysierten.

Wir wollen nun mit den bis jetzt erörterten biometrischen Methoden noch eine der amerikanischen *Litorina*-Populationen von 1000 Individuen¹⁾ zum Vergleich untersuchen.

Variationsklassen	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102
Frequenzen	1	5	19	47	81	104	162	137	136	114	82	46	30	19	9	4	2	1	1
Aufzählungsreihe	1	6	25	72	153	257	419	556	692	806	888	934	964	983	992	996	998	999	1000

Die Variationsbreite ist = $102,5 - 83,5 = 19$, wenn man von der unteren Grenze des ersten bis zur oberen Grenze des letzten Klassenspielraums rechnet oder $102 - 84 = 18$, wenn man von der Mitte des ersten bis zur Mitte des letzten Klassenspielraums zählt.

Bestimmung des Mittelwertes. Als A wählen wir die 91-Klasse. Die korrespondierenden Klassen sind dann

+ - Klassen %	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102
- - Klassen %	90	89	88	87	86	85	84	(83)	(82)	(81)	(80)
a = Abweichung von A \pm	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Frequenz der + - Klassen . .	136	114	82	46	30	19	9	4	2	1	1
" " - - Klassen . .	162	104	81	47	19	5	1	0	0	0	0
Differenz der Frequenzen +	—	10	1	—	11	14	8	4	2	1	1
" " " " - -	26	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
Multipliziert mit a : + - Werte	—	20	3	—	55	84	56	32	18	10	11
- - Werte	26	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—

Summe der + - Werte = + 289

" " - - Werte = — 30

Gesamtsumme Σpa = + 259

$$b = \frac{\Sigma pa}{n} = \frac{+ 259}{1000} = + 0,259$$

$$M = A + b = 91 + 0,259 = 91,259\%$$

Berechnung der Viertelgrenzen, der Mediane, des Hälftenspielraums, des Quartils und der Quartilkoeffizienten.

Die Grenze q_1 (bis zu welcher die ersten 250 Varianten liegen) befindet sich in der 89-Klasse. Am Ende der vorhergehenden Klasse (bei 88,5) stand die Variante No. 153, am Ende der 89-Klasse steht das Individuum No. 257; in der Klasse finden sich 104 Individuen, bis zum 250. offenbar 97 Individuen. Wenn 104 Individuen die Grenze um einen Spielraum = 1 nach oben verschieben, um welche Strecke wird sie dann durch 97 Individuen oder Varianten verschoben?

$$104 : 1 = 97 : x$$

$$x = \frac{97}{104} = 0,9327 \text{ Klassenspielraum}$$

$$q_1 = 88,5 + 0,9327 = 89,4327\%$$

Die Mediane Med (die Grenze, bis zu welcher sich die erste Hälfte aller Varianten befindet) liegt in der 91-Klasse. Am Ende der vorhergehenden Klasse (bei 90,5) stand das Individuum No. 419; am Ende der Klasse 91 aber steht das Individuum No. 556; der Klassenspielraum umfaßt 137 Varianten; bis zum 500. Individuum offenbar 56 weniger, also 81 Varianten. Wenn 137 Individuen oder Varianten die Grenze um einen Klassenspielraum = 1% nach oben verschieben, um welche Strecke, in Klassenspielräumen ausgedrückt, verschieben 81 Varianten die Grenze nach oben?

$$137 : 1 = 81 : x$$

$$x = \frac{81}{137} = 0,5912$$

$$Med = 90,5 + 0,5912 = 91,0912\%$$

¹⁾ Bei BUMPUS findet sich irgendwo ein kleiner Fehler. Als Gesamtzahl der Varianten gibt er 1000 an. Zählt man aber die von ihm angegebenen Klassenfrequenzen zusammen, so erhält man 1001 Varianten. Ich habe eigenmächtig die Frequenz der 98-Klasse von 10 (bei BUMPUS) auf 9 reduziert, um $n = 1000$ zu erhalten.

Die Dreiviertelsgrenze q_3 (bis zu welcher im vorliegenden Falle von 1000 Individuen 750 ihren Platz finden) liegt in der Klasse 93. Bis zum Anfang der Klasse (bis 92,5) finden sich 692 Varianten, am Ende (bei 93,5) 806 Varianten; der Klassenspielraum schließt also 114 Varianten ein, doch offenbar bis und mit dem 750. Varianten $806 - 750 = 56$ Varianten weniger = $114 - 56 = 58$ Varianten. Wenn 114 Varianten die Grenze um einen Klassenspielraum = 1% nach oben verschieben, um welche Strecke verschieben dann 58 Varianten diese Grenze nach oben?

$$114 : 1 = 58 : x$$

$$x = \frac{58}{114} = 0,5088\%$$

$$q_3 = 92,5 + 0,5088 = 93,0088\%$$

Der Spielraum des ersten Viertels ist	89,43 — 83,50 = 5,93%
„ „ „ zweiten „ „	91,09 — 89,43 = 1,66%
„ „ „ dritten „ „	93,01 — 91,09 = 1,92%
„ „ „ vierten „ „	102,50 — 93,01 = 9,49%

Der Spielraum aller 4 Viertel = gesamte Variationsbreite = 19,00, wie oben, wenn man von Beginn der ersten Variantenklasse bis zum Ende der letzten rechnet.

Der Hälftenspielraum $q_3 - q_1$ beträgt $93,01 - 89,43 = 3,58\%$

Das GALTONsche Quartil Q hat den Wert $\frac{q_3 - q_1}{2} = \frac{3,58}{2} = \pm 1,79\%$

Der M -Quartilskoeffizient, $\frac{100 Q}{M} = \frac{179}{91,259} = 1,961$

Der Med -Quartilskoeffizient $\frac{100 Q}{Med} = \frac{179}{91,091} = 1,965$

Ähnliche Resultate ergab die biometrische Analyse der übrigen Populationen von amerikanischen Lokalitäten.

Vergleichen wir die vergleichbaren Ergebnisse unserer biometrischen Untersuchung der englischen und der amerikanischen *Litorina*-Population, so ergibt sich zunächst für die letztere eine beträchtlichere Variationsbreite, nämlich 19 (resp. 18) gegenüber 16 (resp. 15). Sodann ist der Mittelwert M (der Durchschnittswert aller Varianten) des Breitenindex $\frac{100 B}{L}$ bei der amerikanischen Popu-

lation etwas größer als bei der englischen, nämlich 91,259% gegenüber 90,964%. Es wären also demnach die Litorinen der amerikanischen Population durchschnittlich im Verhältnis zu ihrer Länge um 0,295% breiter als die englischen. Die Variabilität ist in beiden Populationen gering, bei der amerikanischen jedoch merklich größer als bei der europäischen, wie eine Vergleichung z. B. des M -Quartilskoeffizienten ergibt, der für die amerikanische Population 1,96, für die englische 1,66 beträgt.

Die biogenetische Beurteilung dieser biometrischen Ergebnisse ist schwer.

Für den Fall, — ob er zutrifft, wissen wir nicht — daß sowohl die englische als die amerikanische *Litorina*-Population mit Bezug auf das untersuchte Merkmal einer genotypisch einheitlichen Rasse angehören, und in der Annahme, daß die amerikanische von der englischen abstammt, könnte man sagen, daß die englische *Litorina*rasse in Nordamerika etwas breiter und etwas variabler geworden ist. Allein andere Deutungen sind nicht ausgeschlossen. Es könnten z. B. die Individuen der englischen Populationen verschiedenen Rassen, mit verschiedener genotypischer Konstitution, angehören, beispielsweise zwei Biotypen, von denen der eine einen etwas größeren durchschnittlichen Breitenindex hätte als der andere. Es könnten dann die amerikanischen Populationen möglicherweise ausschließlich von dem breiteren englischen *Litorina*-Biotypus abstammen. Ihr Charakter hätte sich dann in keiner Weise verändert.

Und nun eine Abschweifung, die auf den ersten Blick höchst töricht und nutzlos erscheinen mag. Es ist mir der Gedanke gekommen, irgendein ungeordnetes, zufällig bei der Hand liegendes, totes, anorganisches Material, ich darf jetzt nicht sagen, biometrisch, aber doch variationsstatistisch zu untersuchen. Mein Blick fällt auf einen Kieshaufen, der zur Beschotterung meiner Gartenwege dienen soll. Die einzelnen Steinchen waren durch Zerschlagen größerer gewonnen worden, und wahrscheinlich war das Material gesiebt worden. Die Größe eines jeden einzelnen Steinchens ist aber, innerhalb der Maschenweite des Siebes, ganz gewiß eine zufällige. Ich hole mir eine Schachtel voll solcher Steinchen, indem ich die Schachtel aufs Geratewohl, ohne Auswahl fülle; und mache mich an die Arbeit, indem ich den größten Durchmesser eines jeden einzelnen Steinchens, sagen wir dessen *Länge*, genau messe, bis zu Zehnteln von mm. Im ganzen sind es 975 Steinchen. Diese Kiespopulation enthält also 975 Längenvarianten. $n = 975$. Es handelt sich um kontinuierliche Variation. Ich muß nun das ganze Material klassifizieren und richte zu diesem Zwecke 1 mm-Klassen ein. Es ergibt sich, daß das kleinste Steinchen 3,6 mm, das größte 36,5 mm lang ist. Die *Klassengrenzen* soll auch hier durch den halben Abstand zwischen den ganzen Zahlen, welche die Klassen *bezeichnen*, gesteckt sein. Eine 3,6 mm-Variante gehört in die Klasse 4, ein 22,4 mm langes Steinchen in die Klasse 22 usw.

Indem ich sämtliche 975 Varianten in ihre Klassen einordnete, erhielt ich folgende Variationsreihe:

Variantenklassen mm	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
Frequenzen	2	1	1	0	1	2	11	18	19	30	54	
Aufzählungsreihe		2	3	4	4	5	7	18	36	55	85	139

Variantenklassen mm	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	
Frequenzen	61	56	75	70	86	81	56	66	66	38	37	
Aufzählungsreihe	139	200	256	331	401	487	568	624	690	756	794	831

Variantenklassen mm	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	
Frequenzen	31	23	26	13	16	9	6	7	7	4	2	
Aufzählungsreihe	831	862	885	911	924	940	949	955	962	969	973	975

Die *Variationsbreite* ist bei unserem Kiesmaterial $36,5 - 3,5 = 33$ mm, wenn man den Abstand von der unteren Grenze der ersten Klasse bis zur oberen der höchsten Klasse berechnet, oder 32 mm, wenn man den Abstand zwischen den Mitten der extremen Klassen mißt.

Wir berechnen den *Mittelwert* M in der gewohnten vereinfachten Weise.

Als Ausgangspunkt A wählen wir die Klasse 20. Dann bekommen wir die folgenden korrespondierenden Variantenklassen:

+ - Klassen mm	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
- - Klassen mm	19	18	17	16	15	14	13	12	11	10	9	8	7	6	5	4
a = Abweichung von A , in mm	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Frequenz der + - Klassen . .	56	66	66	38	37	31	23	26	13	16	9	6	7	7	4	2
Frequenz der - - Klassen . .	86	70	75	56	61	54	30	19	18	11	2	1	0	1	1	2
Differenz der Frequenzen	+ —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	7 —	5 —	— 5	— 7	5 —	7 —	6 —	3 —	—
	— 30	4	9	18	24	23	7	—	5	—	—	—	—	—	—	—
Multipliziert mit a . . .	+ —	— —	— —	— —	— —	— —	— 56	— 50	77	60	91	84	45	—	—	—
	— 30	8	27	72	120	138	49	— 45	—	—	—	—	—	—	—	—

Summe der + - Werte = 463

„ „ - - Werte = 489

Gesamtsumme $\Sigma pa = -26$

$$b = \frac{\Sigma pa}{n} = \frac{-26}{975} = -0,02667$$

$$M = A + b = 20 + (-0,02667) = 19,9733$$

Berechnung der Konstanten: der Viertelgrenzen, der Mediane, des Hälftespielraums, des Quartils und der Quartilkoeffizienten. Wir führen nun hier diese Berechnung nicht mehr in allen Einzelheiten durch, sondern nur im Auszug.

Die ganze Population n besteht aus 975 Varianten. Ein Viertel dieser Population ist = 243,75, zwei Viertel sind = 487,5, drei Viertel sind = 731,25 und vier Viertel = n = 975.

Die erste Viertelgrenze q_1 , welche von den ersten 243,75 Varianten nicht überschritten wird, liegt, wie die Aufzählungsreihe zeigt, in der Klasse 16, die Strecke x oberhalb dem Punkte 15,5.

$$x \text{ ist } = \frac{43,75}{56} = 0,78$$

$$q_1 = 15,50 + 0,78 = 16,28 \text{ mm}$$

Die zweite Viertelgrenze oder die Hälftegrenze, die Mediane Med , welche von den unteren 487,5 Varianten nicht überschritten wird, liegt, wie die Aufzählungsreihe zeigt, am Anfang des Spielraumes der Klasse 20, die Strecke x oberhalb 19,5.

$$x = \frac{0,5}{81} = 0,006$$

$$Med = 19,5 + 0,006 = 19,506 \text{ oder rund } 19,51 \text{ mm.}$$

Die dritte Viertelgrenze, q_3 , unterhalb welcher die ersten 731,25 Varianten liegen, befindet sich im Spielraum der Klasse 23, und zwar die Strecke x oberhalb 22,5.

$$x = \frac{41,25}{66} = 0,625$$

$$q_3 = 22,5 + 0,625 = 23,125 \text{ mm}$$

Der Spielraum des ersten Viertels ist = 16,28 — 3,50 = 12,78 mm

„ „ „ zweiten „ „ = 19,51 — 16,28 = 3,23 „

„ „ „ dritten „ „ = 23,125 — 19,51 = 3,615 „

„ „ „ vierten „ „ = 36,50 — 23,125 = 13,375 „

Alle 4 Viertelspielräume zusammen bilden die Variationsbreite 33.

Der Hälftespielraum $q_3 - q_1$ beträgt 23,125 — 16,28 = 6,845 mm

Das GALTONsche Quartil hat den Wert $\pm \frac{q_3 - q_1}{2} = \pm \frac{6,845}{2} = \pm 3,4225$

Der M -Quartilkoeffizient $\frac{100 Q}{M} = \frac{342,25}{19,9733} = 17,14$

Der Med -Quartilkoeffizient $\frac{100 Q}{Med} = \frac{342,25}{19,51} = 17,54$

Wir haben bei der im vorstehenden ausgeführten variationsstatistischen Untersuchung das Material in 1 mm-Klassen eingeteilt. Das sind schmale, enge Klassen, und wir haben deshalb auch viele Klassen, nämlich im ganzen 33, erhalten. Das macht natürlich die Rechnung umständlich. Wir können uns nun fragen, ob das Ergebnis ein wesentlich anderes, ein wesentlich ungenaueres würde, wenn wir den Klassenspielraum größer, etwa doppelt so groß, also 2 mm breit, wählten. Wir bekommen dann, indem wir je zwei benachbarte Klassen zu einer Doppelklasse vereinigen, im ganzen nur halb so viele Klassen und die Berechnungen werden wesentlich vereinfacht. Die Frage ist, wie ich im vorliegenden Falle die paarweise Vereinigung der 1 mm-Klassen zu 2 mm-Klassen vornehmen soll. Soll ich so verfahren, daß ich, bei der niedersten Klasse beginnend, die erste mit der zweiten, die dritte mit der vierten, die fünfte mit der sechsten usw. vereinige? Da im vorliegenden Falle im ganzen 33 Klassen vorhanden sind, so bleibt bei diesem Verfahren die letzte 1 mm-Klasse, die 33. Klasse, ungepaart, denn es gibt in unserer Population überhaupt keine 37 mm-Varianten. Oder soll ich die niederste 1 mm-Klasse (die Klasse 4) ungepaart lassen und erst bei der nächstfolgenden mit der paarweisen Vereinigung beginnen? Da alle Klassen bei Aufstellung einer Variationsreihe den nämlichen Spiel-

raum haben bzw. äquidistant sein müssen, so muß ich im ersteren Falle der letzten 1 mm-Klasse nach oben, im letzteren Falle der ersten 1 mm-Klasse nach unten einen leeren 1 mm-Spielraum hinzufügen, um lauter 2 mm-Klassen zu erhalten. Das Verfahren ist natürlich in beiden Fällen nicht ganz korrekt. Als Regel gilt, daß man vorläufig die Umgruppierung nach dem einen und nach dem anderen Verfahren vornimmt und dann für die weitere Berechnung diejenige Reihe von Doppel- (2 mm-) Klassen benutzt, bei welcher die Klassenfrequenz von der bestfrequentierten Klasse am gleichmäßigsten, am meisten symmetrisch, nach links (unten) und rechts (oben) abnimmt. Die beiden nachfolgenden Reihen zeigen uns das Steinchenmaterial in 2 mm-Klassen klassifiziert, die obere nach dem ersten Verfahren (Hinzufügen eines leeren 1 mm-Spielraums oben), die untere nach dem zweiten Verfahren (Hinzufügen eines leeren 1 mm-Spielraums unten).

Die paarweise vereinigten Klassen bezeichnen wir mit ihrem Durchschnittswert. So nennen wir die mit der 5 mm-Klasse vereinigte 4 mm-Klasse die 4,5 mm-Klasse, die mit der Klasse 22 vereinigte Klasse 23 die 22,5 mm-Klasse oder Klasse 22,5. Wir fügen bei der unteren Variationsreihe auch gleich noch die Aufzählungsreihe hinzu:

Varianten- klassen, mm	4,5	6,5	8,5	10,5	12,5	14,5	16,5	18,5	20,5	22,5	24,5	26,5	28,5	30,5	32,5	34,5	36,5
Frequenz	3	1	3	29	49	115	131	156	137	132	75	54	39	25	13	11	2
Varianten- klassen, mm	3,5	5,5	7,5	9,5	11,5	13,5	15,5	17,5	19,5	21,5	23,5	25,5	27,5	29,5	31,5	33,5	35,5
Frequenz	2	2	1	13	37	84	117	145	167	122	104	68	49	29	15	14	6
Aufzählungsreihe	2	4	5	18	55	139	256	401	568	690	794	862	911	940	955	969	975

Die zweite Reihe erscheint im ganzen etwas symmetrischer und etwas gleichmäßiger zur höchsten Frequenz hinauf und dann wieder hinabsteigend als die erste. Beide aus 2 mm-Klassen zusammengesetzte Reihen zeigen, verglichen mit der aus doppelt so vielen 1 mm-Klassen gebildeten Reihe, ein gleichmäßigeres Auf- und Absteigen der Frequenz. Es kommen fast keine „Rückfälle“ mehr vor, kein wiederholtes Auf- und Absteigen.

Wir benutzen die zweite Reihe.

Die Gesamtzahl, n , der Varianten, bleibt natürlich die nämliche: 975, ebenso die Variationsbreite, 33 (resp. 32) mm.

Wir berechnen zunächst in gewohnter Weise den Mittelwert M . Als Ausgangsklasse A wählen wir die Klasse 19,5. Dann bekommen wir folgende Aufstellung korrespondierender Variantenklassen:

+ Klassen mm	21,5	23,5	25,5	27,5	29,5	31,5	33,5	35,5
— Klassen mm	17,5	15,5	13,5	11,5	9,5	7,5	5,5	3,5
a = Abweichungen von A in mm								
($A = 19,5$), \pm	2	4	6	8	10	12	14	16
Frequenz der + Klassen	122	104	68	49	29	15	14	6
„ „ — Klassen	145	117	84	37	13	1	2	2
Differenz der Frequenzen, +	—	—	—	12	16	14	12	4
„ „ —	23	13	16	—	—	—	—	—
Multipliziert mit a : +	—	—	—	96	160	168	168	64
—	46	52	96	—	—	—	—	—

Die Summe der + Werte = 656

„ „ — Werte = 194

Die Gesamtsumme Σpa = + 462

$$b = \frac{\Sigma pa}{n} = \frac{462}{975} = 0,4738$$

$$M = A + b = 19,5 + 0,4738 = 19,9738 \text{ mm.}$$

Bei der früheren Berechnung (unter Benutzung der Einteilung des Materials in Klassen mit 1 mm Spielraum) hatten wir als Mittelwert erhalten, $M = 19,9733$.

wird, liegt, wie die Aufzählungsreihe (S. 233) zeigt, in der 15,5 mm-Klasse, eine Strecke x über dem Grenzpunkt 14,5.

In der Klasse 15,5 (Grenzen 14,5 mm und 16,5 mm) finden sich 117 Varianten. Wenn 117 Varianten die untere Klassengrenze (14,5 mm) um 2 mm überschreiten, so überschreiten die bis zu q_1 noch vorhandenen 104,75 Varianten diese Grenze um wieviel mm?

Wir erhalten die Gleichung $117 : 2 = 104,75 : x$.

$$x = \frac{2 \times 104,75}{117} = \frac{209,5}{117} = 1,79$$

$$q_1 = 14,5 + 1,79 = 16,29 \text{ mm.}$$

Wir hatten oben (S. 232), bei der unter Zugrundelegung von Klassen mit 1 mm Spielraum angestellten Berechnung, für q_1 den Wert 16,28 mm erhalten.

Die zweite Viertelgrenze, die Häftgrenze oder Mediane *Med*, welche von der ersten Hälfte der Population, also von $\frac{975}{2} = 487,5$ Varianten nicht überschritten wird, liegt in der 19,5-Klasse. Bis zur oberen Grenze dieser Klasse (bis zu 20,5 mm) finden sich im ganzen 568 Varianten, also 80,5 Varianten über die Mediane hinaus. In der Klasse 19,5 finden sich 167 Varianten. Wenn nun 167 Varianten die untere Grenze dieser Klasse (18,5 mm) um 2 mm überschreiten, um wieviel mm überschreiten dann 167—80,5, mithin 86,5 Varianten diese untere Klassengrenze?

$$167 : 2 = 86,5 : x$$

$$x = \frac{2 \times 86,5}{167} = \frac{173}{167} = 1,036 \text{ mm}$$

$$Med = 18,5 + 1,036 = 19,536 \text{ mm.}$$

Wir hatten oben (S. 232), bei Einteilung des Materials in Klassen mit 1 mm Spielraum, für *Med* den Wert 19,51 erhalten.

Die dritte Viertelgrenze q_3 , unterhalb welcher 731,25 Varianten liegen, befindet sich im Spielraum der Klasse 23,5. An der oberen Grenze dieses Spielraumes, bei Punkt 24,5, liegt die 794. Variante. Um wieviel weiter unten liegt die 731,25. Variante? In der Klasse selbst liegen 104 Varianten. Wenn 104 Varianten die obere Klassengrenze um 2 mm nach unten verschieben, um wieviel mm verschieben dann 794—731,25, mithin 62,75, diese Grenze nach unten?

$$104 : 2 = 62,75 : x$$

$$x = \frac{2 \times 62,75}{104} = \frac{125,5}{104} = 1,207$$

$$q_3 = 24,5 - 1,207 = 23,293.$$

Wir haben hier, wie der Leser gemerkt hat, zur Abwechslung die Grenze q_1 von der oberen Grenze des Klassenspielraums, innerhalb dessen sie liegt, abwärts bestimmt, so daß wir selbstverständlich die Strecke $x = 1,207$ mm von dem Wert der oberen Grenze = 24,5 mm subtrahieren mußten.

Bei der früheren Berechnung (S. 232), unter Zugrundelegung von Klassen mit 1 mm Spielraum, hatten wir für q_3 den Wert 23,125 mm erhalten. Hier zeigt sich also bei Verwendung von 2 mm-Klassen eine merkliche Ungenauigkeit:

	bei 2 mm-Klassen	bei 1 mm-Klassen
Als Spielraum des ersten Viertels der Gesamtpopulation ergibt sich:	13,79	12,78
„ „ „ zweiten „ „ „	3,246	3,23
„ „ „ dritten „ „ „	3,757	3,615
„ „ „ letzten „ „ „	13,207	13,375
Variationsbreite der Gesamtpopulation =	34,000	33,000

Daß man bei der Verwendung von 2 mm-Klassen eine Variationsbreite von 34 mm gegenüber einer solchen von 33 mm bei 1 mm-Klassen erhält, rührt davon her, daß wir der untersten Klasse im ersten Falle einen „leeren“ 1 mm-Spielraum hinzufügten, um das Prinzip gleich großer Klassen-

spielräume zu wahren. Wir können jetzt zur Korrektur diesen Millimeter vom Spielraum des ersten Viertels abziehen, dann erhalten wir 12,79 mm, was mit der Berechnung bei Verwendung von 1 mm-Klassen sehr gut übereinstimmt.

Der Hälftespielraum $q_3 - q_1$ beträgt $23,293 - 16,29 = 7,003$ (6,845).

Das GALTONsche Quartil Q hat den Wert $\pm \frac{q_3 - q_1}{2} = \frac{7,003}{2} = \pm 3,5015$ (3,4225).

Der M -Quartilskoeffizient ist $= \frac{100 Q}{M} = \frac{350,15}{19,9738} = 17,53$ (17,14)

Der Med -Quartilskoeffizient ist $= \frac{100 Q}{Med} = \frac{350,15}{19,536} = 17,92$ (17,54)

Der Vergleich der erhaltenen Werte mit den (vgl. S. 232) unter Verwendung von 1 mm-Klassen gewonnenen, die in Klammern angegeben sind, zeigt, daß die durch paarweise Zusammenlegung der 1 mm-Klassen zu 2 mm-Klassen eingeführte Abkürzung und Vereinfachung der Rechnung das Resultat nicht in sehr erheblichem Maße beeinflußt hat.

Wir wollen nun versuchsweise in der Vereinfachung noch weitergehen und sehen, wie sich die variationsstatistische Berechnung und ihre Resultate gestalten, wenn wir unser Steinchenmaterial nach der Länge in Klassen von 3 mm Längenspielraum einteilen oder in Dreierklassen, wenn wir von unserer ersten Einteilung in Klassen mit 1 mm Spielraum ausgehen. Das Material in zweckmäßiger Weise gruppiert, bildet dann folgende Variationsreihe:

Variantenklassen (Klassenspielraum 3 mm) .	4	7	10	13	16	19	22	25	28	31	34	37
Grenzen der Spielräume	2,5—5,5	5,5—8,5	8,5—11,5	11,5—14,5	14,5—17,5	17,5—20,5	20,5—23,5	23,5—26,5	26,5—29,5	29,5—32,5	32,5—35,5	35,5—38,5
Frequenz	3	2	31	103	192	237	188	106	62	31	18	2
Aufzählungsreihe . . .	3	5	36	139	331	568	756	862	924	955	973	975

Die Zahl der Varianten n bleibt natürlich die gleiche = 975.

Die Variationsbreite beträgt, wenn man den Abstand von der unteren Grenze der ersten bis zur oberen der letzten Klasse berechnet, 36 mm, was hier sehr unexakt ist, da wir oben und unten „leere 1 mm-Klassen“ hinzufügen mußten, um gleichgroße Klassenspielräume zu erhalten. Sie beträgt 33 mm, wenn man den Abstand zwischen den Mitten der extremen Dreierklassen mißt. Mittelwert, Mediane, Quartil und Quartilkoeffizienten berechnen wir in der bisherigen Weise. Wir geben aber hier bloß die Resultate an und überlassen es denjenigen Lesern, die sich weiter üben und die Scheu vor Rechnungen überwinden wollen, die Rechnung auszuführen und die Resultate zu verifizieren. In Klammer fügen wir 1. die bei Verwendung von 1 mm-Klassen und 2. die bei Einrichtung von 2 mm-Klassen gewonnenen Werte hinzu.

Mittelwert = 19,9168 mm (2. 19,9738, 1. 19,9733).

Erste Viertelgrenze $q_1 = 16,1367$ mm (2. 16,29, 1. 16,28).

Zweite Viertelgrenze $Med = 19,481$ mm (2. 19,536, 1. 19,51).

Dritte Viertelgrenze $q_3 = 23,1051$ mm (2. 23,293, 1. 23,125).

Hälftespielraum $q_3 - q_1 = 6,9684$ mm (2. 7,003, 1. 6,845).

GALTONS Quartil $\frac{q_3 - q_1}{2} = \pm 3,4842$ mm (2. $\pm 3,5015$, 1. $\pm 3,4225$).

M -Quartilskoeffizient $\frac{100 Q}{M} = 17,49\%$ (2. 17,53, 1. 17,14).

Med -Quartilskoeffizient $\frac{100 Q}{Med} = 17,885\%$ (2. 17,92, 1. 17,54).

Wie die Zusammenstellung ergibt, weichen die Resultate, wenn man der Berechnung 3 mm-Klassen zugrunde legt, nur wenig von denjenigen ab, die man erhält, wenn man das Variantenmaterial in dreimal so zahlreiche, aber dreimal engere Klassen (1 mm-Klassen) einteilt. Im vorliegenden Falle

ist die Annäherung an die bei 1 mm-Klasseneinteilung gewonnenen Werte sogar eine größere, als an diejenigen bei der Einteilung in 2 mm-Klassen.

Der hohe Quartilkoeffizient (über 17%) des vorliegenden Materials sagt aus, daß die Variabilität eine sehr große ist.

Zu unserer weiteren Belehrung und um uns noch mehr zu überzeugen, daß die besprochenen biometrischen Methoden in vielen Fällen gute Auskunft über das Maß der Variabilität liefern, wollen wir noch einige empirisch untersuchte Fälle von geringerer Variabilität bei Organismen in bisheriger Weise untersuchen.

Bei 1000 Ellritzen aus einem und demselben See wurde die Zahl der Flossenstrahlen — es handelt sich also um Ganzvarianten — in der Analflosse gezählt. Die geringste Strahlenzahl, die angetroffen wurde, war 7, die größte 13. Variationsweite 6. Das Material in Einerklassen verteilt ergab folgende Reihe:

Varianten (Zahl der Flossenstrahlen)	7	8	9	10	11	12	13
Frequenz	1	2	15	279	554	144	5
Aufzählungsreihe	1	3	18	297	851	995	1000

Der Mittelwert M (die durchschnittliche Anzahl der Strahlen in der Schwanzflosse bei der untersuchten Ellritzenpopulation) beträgt 10,835 Strahlen.

Wären anstatt tausend zehntausend Exemplare untersucht worden, so hätte die Statistik mit größter Wahrscheinlichkeit fast genau denselben Mittelwert ergeben. Möglicherweise wären aber noch vereinzelte Exemplare mit bloß 6 Strahlen, vereinzelte mit 14, vielleicht gar ein solches mit 15 Strahlen in der 10mal größeren Population angetroffen worden. Diese Bemerkung soll dazu dienen, neuerdings zu zeigen, wie geringe Bedeutung den extremen Varianten und der Variationsweite zukommt.

q_1	finden wir bei	10,3315
Med	„ „ „	10,8664
q_3	„ „ „	11,3177.

$$\text{Das GALTON'sche Quartil } Q = \frac{q_3 - q_1}{2} = \pm 0,9862.$$

$$\text{Der } M\text{-Quartilkoeffizient } \frac{100 Q}{M} = 9,102\%.$$

Die Variabilität ist auch hier noch eine ganz beträchtliche, immerhin ist sie nicht viel mehr als halb so groß wie bei unserem oben untersuchten Steinchenmaterial.

Ranunculus repens hat gewöhnlich 5 Kelchblätter. Doch finden sich gelegentlich auch Blüten mit weniger und solche mit mehr Kelchblättern. PLEDGE untersuchte eine Population von 1000 Blüten auf die Kelchblätterzahl und erhielt folgende Variationsreihe:

Varianten (Kelchblätterzahl) . . .	3	4	5	6	7
Frequenz	1	20	959	18	2
Aufzählungsreihe	1	21	980	998	1000

Der Mittelwert M (die durchschnittliche Anzahl der Kelchblätter in der ganzen Population) = exakt 5.

q_1	= 4,7388
Med	= 4,9995
q_3	= 5,2602

GALTON's Quartil Q	= 0,2607
Der M -Quartilkoeffizient	= 5,214%

Die Variabilität in der Zahl der Kelchblätter bei *Ranunculus repens* ist nicht viel mehr als halb so groß, als die Variabilität in der Strahlenzahl der Schwanzflosse bei der Ellritze.

RAUNKJÆRS hat nach JOHANNSEN bei 100 Blütenständen (Köpfen) von *Taraxacum erythrospermum* die Zahl der inneren Hüllblätter gezählt. Er fand bei 99 Blütenständen 13 Hüllblätter und bei einem einzigen Exemplar 14 Hüllblätter. Das Resultat mitteilen, heißt hier ohne weiteres sagen, daß die Variabilität minim ist. Trotzdem wollen wir sie mit den uns geläufigen Methoden messen. Die Variationsaufstellung ist offenbar:

Varianten (Zahl der Hüllblätter)	13	14	
Frequenz	99	1	
Aufzählungsreihe	0	99	100

Der Mittelwert ist gleich 13,01.

Wir berechnen die Viertelgrenzen q_1 und q_3 , das Quartil und den M -Quartilkoeffizienten.

Die erste Viertelgrenze q_1 liegt in der Variantenklasse 13, die bei 12,5 beginnt und bei 13,5 aufhört. Unterhalb 12,5 gibt es überhaupt keine Varianten. In der Variantenklasse 13 finden sich 99 Varianten. Wenn nun 99 Varianten die Grenze von 12,5 bis zu 13,5, also um 1 verschieben, um wieviel verschieben sie dann 25 Varianten?

$$x = \frac{25}{99} = 0,2525$$

$$q_1 = 12,5 + 0,2525 = 12,7525.$$

Auch die dritte Viertelgrenze q_3 , bis zu welcher 75 Varianten sich finden, liegt in der Variantenklasse 13, die bei 12,5 beginnt und 13,5 aufhört. Unterhalb 12,5 gibt es überhaupt keine Varianten. In der Klasse selbst finden sich 99 Varianten. Wenn 99 Varianten die untere Grenze von 12,5 um 1 hinaufschieben, um wieviel dann 75 Varianten?

$$x = \frac{75}{99} = 0,7576$$

$$q_3 = 12,5 + 0,7576 = 13,2576.$$

Der Hälftespielraum $q_3 - q_1 = 0,5051$

$$\text{GALTONS Quartil } Q = \frac{q_3 - q_1}{2} = \pm 0,25255$$

$$\text{Der } M\text{-Quartilkoeffizient} = \frac{100 Q}{M} = 1,9477.$$

Die Variabilität ist hier (annähernd) nur den dritten Teil so groß wie in der auch sehr wenig variablen Zahl der Kelchblätter bei *Ranunculus repens*.

Der niedrigste M -Quartilkoeffizient, der bei unserem Berechnungsverfahren im vorliegenden Falle denkbar ist, hat den Wert 1,923%, nämlich dann, wenn alle 100 Varianten in die Klasse 13 fallen und diese, gleichmäßig verteilt, von der unteren zur oberen Grenze ihres Spielraums (von 12,5 bis 13,5) erfüllen. Wir erhalten dann $q_1 = 12,75$, $q_3 = 13,25$. Der Hälftespielraum $q_3 - q_1$ ist dann = 0,50. Das Quartil $\frac{q_3 - q_1}{2} = 0,25$. Der M -Quartilkoeffizient = $\frac{100 Q}{M} = \frac{25}{13} = 1,923$.

In Wirklichkeit aber haben wir es ja mit Ganzvarianten zu tun, und wenn alle 100 der Klasse 13 angehören, so haben alle 100 genau 13 Hüllblätter und keine Bruchteile von Hüllblättern mehr oder weniger. Alle 100 Varianten stehen genau beim Punkt 13 und es gibt keine Aufzählungs- und keine Variantenreihe. q_1 wird = 13 und q_3 wird = 13 und der Hälftespielraum $q_3 - q_1 = 13 - 13$ wird = 0. Das Quartil $\frac{0}{2}$ wird 0 und der Quartilkoeffizient $\frac{100 \times 0}{13}$ wird 0.

Die Mängel des rechnerischen Verfahrens, das darin besteht, bei Behandlung von Ganzvarianten anzunehmen, daß jede Variantenklasse einen Spielraum einer kontinuierlichen Variationsreihe repräsentiert, in dem die betreffenden Klassenvarianten gleichmäßig verteilt sind, die eine Hälfte unter der Mitte, die andere über der Mitte des Klassenspielraums, werden durch diese Darlegungen einigermaßen verdeutlicht. Im Falle der Zahl der Hüllblätter der Blütenstände von *Taraxacum*, wo von 100 Varianten 99 Varianten 13 Hüllblätter und nur eine Variante 14 Hüllblätter aufwiesen, bestimmten wir die untere Grenze q_1 des mittleren Hälftespielraums — in

dem die Hälfte aller Varianten liegen sollte — mit 12,75, die obere Grenze q_3 mit 13,26. Nun liegen doch innerhalb dieser Grenzen nicht nur die Hälfte aller Varianten (nämlich 50), sondern 99 Hundertstel der Gesamtpopulation, volle 99 Varianten. Je geringer die Variabilität, um so größer der Fehler!

Wir wollen nun noch einige weitere Beispiele von variationsstatistischen Untersuchungen anführen, deren Resultate wir, zu Variationsreihen zusammengestellt, angeben und überlassen es dem Leser, der sich üben will, die Konstanten selbst zu berechnen.

XVIII. Weitere Beispiele empirischer Variationsreihen.

A. Diskontinuierliche Variation. Die Glieder der Reihen sind Ganzvarianten.

DAVENPORT (1903) untersuchte die Variabilität der Zahl der Strahlen (Rippen) auf der unteren Schalenklappe der Kammuschel *Pecten opercularis* L., einer nahen Verwandten der bekannten Pilgermuschel, bei drei verschiedenen Populationen, die von drei verschiedenen Lokalitäten von Großbritannien stammten. Die eine (508 Exemplare) stammte vom Firth of Forth, die andere (614 Exemplare) aus der Irischen See und die dritte vom Eddystone Light House (536 Exemplare).

Varianten (Strahlenszahl)	14	15	16	17	18	19	20	21	22	Total
Frequenz, Firth of Forth	1	8	63	154	164	96	20	2	—	508
„ Irische See	0	3	27	152	219	159	45	8	1	614
„ Eddystone	1	5	77	195	182	66	9	0	1	536

WELDON (1892) stellte eine Untersuchung über die Variabilität der oberen Zähne des Stirnfortsatzes (Rostrum) bei *Palaemonetes varians* Leach. an, einer Crevette, die zu der Garneelenfamilie der stielängigen Krebse gehört. Es stand ihm eine Population von 950 Individuen von Plymouth zur Verfügung. Die Klassifikation des Materials ergab folgende Variationsreihe:

Varianten (Zahl der Zähne)	1	2	3	4	5	6	7
Frequenz	2	18	123	372	349	50	1

G. DUNCKER (1897) hat die Stachelzahl (Strahlenszahl) der Rückenflosse des Kaulbarsches (*Acerina cernua* L.) bei 1900 Individuen gemessen und erhielt folgende Variationsreihe:

Varianten (Strahlenszahl)	11	12	13	14	15	16
Frequenz	1	2	189	1234	454	20

Nach JOHANNSEN (1909) zählte C. G. JOH. PETERSEN die Zahl der Strahlen in der Schwanzflosse beim Steinbutt (*Pleuronectes*). Er untersuchte 703 Exemplare aus der Umgegend von Skagen und 597 Exemplare vom großen und kleinen Belt.

Folgendes ist die Variationsreihe für das Skagener Material:

Varianten (Strahlenszahl)	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61
Frequenz	5	2	13	23	58	96	134	127	111	74	37	16	4	2	1

Folgendes ist die Variationsreihe für die Population vom großen und kleinen Belt:

Varianten (Strahlenszahl)	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57
Frequenz	3	6	18	36	75	98	116	104	77	32	18	10	3	1

C. B. DAVENPORT und C. BULLARD (1896) haben bei 2000 weiblichen Schweinen die Zahl der an der Innenseite der Vorderbeine liegenden MÜLLER'schen

Drüsen am rechten Vorderbein gezählt. Die Befunde ließen sich in folgende Variationsreihe gruppieren:

Varianten (Zahl der Drüsen)	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Frequenz	15	209	365	482	414	277	134	72	22	8	2

B. Kontinuierliche Variation (Klassenvariation).

QUÉTELET gruppierte die Höhenmaße von 26 000 nordamerikanischen Soldaten in Klassen mit einem Zoll Spielraum. Die Variationsreihe, die er erhielt, stellt sich, auf 1000 Varianten reduziert (die Frequenz jeder Klasse durch 26 dividiert), bei Ausschaltung extremster Plus- und Minusvarianten, folgendermaßen dar:

Varianten (Höhe in englischen Zollen) . .	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75
Frequenz (in Promille)	2	2	20	48	75	117	134	157	140	121	80	57	26	13	5	3

Derselbe hervorragende Anthropologe beschäftigte sich mit dem Brustumfang von 1516 Soldaten, die auf diese Eigenschaft untersucht worden waren und verteilte die Varianten dieser Population ebenfalls in Klassen von einem englischen Zoll Spielraum. Er erhielt folgende Reihe:

Varianten (Brustumfang in englischen Zollen)	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42
Frequenz (absolut)	2	4	17	55	102	180	242	310	251	181	103	42	19	6	2

Überblicken wir die den aufeinanderfolgenden, aufsteigenden Klassen der verschiedenen angeführten Variationsreihen entsprechenden Frequenzziffern, so fällt sofort als gemeinsamer Charakter aller derselben, mögen sie sich auf Merkmale von Menschen-, Tier- oder Pflanzenpopulationen oder sogar auf die Länge der Steinen unseres Kiesmaterials beziehen, mag es sich um diskontinuierliche oder kontinuierliche Variation handeln, der auf, daß die Frequenz mit ganz niederen Zahlen beginnt, dann fortschreitend (mehr oder weniger steil, mehr oder weniger gleichmäßig) bis zu einem Maximum, das meist in der Nähe der Mitte der Reihe liegt, aufsteigt, um dann jenseits dieses Maximums (in den Tabellen rechts von ihm) wieder sukzessive abzunehmen, in ähnlicher Weise, wie sie links vom Maximum zugenommen hat. Dieser Charakter, der schon QUÉTELET stark auffiel, kehrt bei der großen Mehrzahl der Variationsreihen wieder, die man bei der biometrischen Untersuchung irgendeines Merkmals irgendeines tierischen oder pflanzlichen Variantenmaterials erhält, das man aufs Geratewohl, ohne Auswahl, gesammelt hat. Er kehrt indes, wie wir später sehen werden, doch nicht in allen solchen Variationsreihen wieder. — Schon QUÉTELET hat erkannt und hervorgehoben, daß der Charakter dieser empirischen Reihen mehr oder weniger dem Charakter der mathematischen allgemeinen Binomialreihe entspricht.

XIX. Die Binomialreihe. Das Pascalsche Dreieck.

Die binomiale Reihe ergibt sich aus der Entwicklung der Binomialformel $(a + b)^n$, wobei man die einzelnen Glieder der Additionsreihe in der Reihenfolge der fallenden Potenzen von a und der steigenden Potenzen von b anordnet. Es kommen hier nur ganze Exponenten in Betracht.

Die Formeln resp. Reihen, die sich bei der Entwicklung der niederen Potenzen des Binoms $(a + b)$ ergeben, sind uns von der Schule her geläufig¹⁾.

$$\begin{aligned} (a + b)^0 &= 1 \\ (a + b)^1 &= a + b \\ (a + b)^2 &= a^2 + 2ab + b^2 \\ (a + b)^3 &= a^3 + 3a^2b + 3ab^2 + b^3 \\ (a + b)^4 &= a^4 + 4a^3b + 6a^2b^2 + 4ab^3 + b^4 \\ (a + b)^5 &= a^5 + 5a^4b + 10a^3b^2 + 10a^2b^3 + 5ab^4 + b^5 \\ (a + b)^6 &= a^6 + 6a^5b + 15a^4b^2 + 20a^3b^3 + 15a^2b^4 + 6ab^5 + b^6 \\ &\text{usw.} \end{aligned}$$

Eine solche Zusammenstellung der Binomialreihen der aufsteigenden Potenzen des Binoms, wie sie hier gegeben ist, wird als das **PASCAL'sche Dreieck** bezeichnet.

Der Koeffizient 1 wird immer weggelassen. Wenn wir ihn einsetzen, so schreiben wir für a^2 1 a^2 , für b^2 schreiben wir 1 b^2 , für a^3 1 a^3 usw.

Dann bekämen wir die Aufstellung

$$\begin{aligned} (1a + 1b)^0 &= 1 \\ (1a + 1b)^1 &= 1a + 1b \\ (1a + 1b)^2 &= 1a^2 + 2ab + 1b^2 \\ (1a + 1b)^3 &= 1a^3 + 3a^2b + 3ab^2 + 1b^3 \\ (1a + 1b)^4 &= 1a^4 + 4a^3b + 6a^2b^2 + 4ab^3 + 1b^4 \\ &\text{usw.} \end{aligned}$$

Setzen wir den Fall, a sei gleich 1 und b sei gleich 1 (somit $a = b$), so bezeichnen die Zahlenkoeffizienten in den Reihen des **PASCAL'schen Dreiecks** die wirklichen Werte der einzelnen Glieder für die betreffenden Potenzen. Denn wenn $a = 1$ und $b = 1$, so ist 1 a^2 ($= 1 \cdot a \cdot a = 1 \cdot 1 \cdot 1$) = 1 und 2 ab ($2 \cdot 1 \cdot 1$) = 2 und 1 a^3 ($1 \cdot a \cdot a \cdot a = 1 \cdot 1 \cdot 1 \cdot 1$) = 1 und 6 a^2b^2 ($= 6 \cdot a \cdot a \cdot b \cdot b = 6 \cdot 1 \cdot 1 \cdot 1 \cdot 1$) = 6 usw. Das **PASCAL'sche Dreieck** baut sich dann, bis zur 15. Potenz entwickelt, aus folgenden Reihen auf:

$(1+1)^0$ gibt 1 Glied 1	$\Sigma =$	$1 = 2^0$
$(1+1)^1$ „ 2 Glieder 1+1	„ =	$2 = 2^1$
$(1+1)^2$ „ 3 „ 1+2+1	„ =	$4 = 2^2$
$(1+1)^3$ „ 4 „ 1+3+3+1	„ =	$8 = 2^3$
$(1+1)^4$ „ 5 „ 1+4+6+4+1	„ =	$16 = 2^4$
$(1+1)^5$ „ 6 „ 1+5+10+10+5+1	„ =	$32 = 2^5$
$(1+1)^6$ „ 7 „ 1+6+15+20+15+6+1	„ =	$64 = 2^6$
$(1+1)^7$ „ 8 „ 1+7+21+35+35+21+7+1	„ =	$128 = 2^7$
$(1+1)^8$ „ 9 „ 1+8+28+56+70+56+28+8+1	„ =	$256 = 2^8$
$(1+1)^9$ „ 10 „ 1+9+36+84+126+126+84+36+9+1	„ =	$512 = 2^9$
$(1+1)^{10}$ „ 11 „ 1+10+45+120+210+252+210+120+45+10+1	„ =	$1024 = 2^{10}$
$(1+1)^{11}$ „ 12 „ 1+11+55+165+330+462+462+330+165+55+11+1	„ =	$2048 = 2^{11}$
$(1+1)^{12}$ „ 13 „ 1+12+66+220+495+792+924+792+495+220+66+12+1	„ =	$4096 = 2^{12}$
$(1+1)^{13}$ „ 14 „ 1+13+78+286+715+1287+1716+1716+1287+715+286+78+13+1	„ =	$8192 = 2^{13}$
$(1+1)^{14}$ „ 15 „ 1+14+91+364+1001+2002+3003+3432+3003+2002+1001+364+91+14+1	„ =	$16384 = 2^{14}$
$(1+1)^n$ „ $n+1$ „	„ =	$= 2^n$

¹⁾ Im Anhang findet man ein schulmäßiges Repetitorium der einfachsten Fälle des binomischen Lehrsatzes.

Die Reihen der höheren Potenzen lassen sich, wie eine Inspektion des PASCALSchen Dreiecks augenfällig ergibt, sehr leicht berechnen, indem jedes Glied der einer nächsthöheren Potenz entsprechenden Reihe gleich ist der Summe der beiden rechts und links über ihm stehenden Glieder der nächst vorhergehenden Reihe. Nur die extremen Außenglieder jeder Reihe behalten stetsfort den Wert 1. — Es ist ferner ersichtlich, daß die Zahl der Glieder einer Reihe gleich ist dem Exponenten des Binomiums $+1 = n + 1$, und die Gesamtsumme der Einheiten sämtlicher Glieder einer Reihe gleich der n ten Potenz des Binomiums.

Überall, wo $a = b$ ist, entsteht eine völlig symmetrische Binomialreihe. Die aufeinanderfolgenden Glieder der Reihe sind alle äquidistant und lassen sich mit Klassen einer Variationsreihe vergleichen¹⁾. Die Glieder rechts von dem den Mittelwert repräsentierenden Mittelglied haben den Abstand $+1, +2, +3, +4$ usw., die Glieder links zeigen die Abweichungen a vom Mittelwert $-1, -2, -3, -4$ usw. Die ziffermäßigen Werte der einzelnen Glieder sind den Frequenzen der Variationsklassen vergleichbar. Diese Gliederwerte (Frequenzen) sind in den korrespondierenden $+$ - und $-$ -Gliedern (Klassen) genau die gleichen, wodurch eben vollkommene Symmetrie ausgedrückt wird. Die Summe aller $+$ - und $-$ -Abweichungen a ist gleich 0. Es liegt ja im Wesen des Mittelwertes, daß die Summe der Minusabweichungen von ihm gleich ist der Summe der Plusabweichungen.

XX. Die Zufallswirkungen und die binomiale Variantenverteilung. Der Galtonsche Zufallsapparat.

Auf dem binomischen Lehrsatz baut sich seit NEWTON im wesentlichen die Wahrscheinlichkeitsrechnung auf. Die symmetrische Zahlenverteilung der Binomialreihe aus $(a + b)^x$ ist in den Augen des Mathematikers ein Ausdruck dafür, daß, wenn unendlich (∞) zahlreiche unbekannte Faktoren zufällig zusammentreffen, man annehmen darf, daß sie das Resultat ebenso oft nach der positiven wie nach der negativen Seite beeinflussen. Es treten alle denkbaren Kombinationen zwischen diesen Faktoren auf, und das Gesamtergebn, geordnet und gruppiert, ergäbe dann eben eine Reihe, welche der entwickelten Binomialformel entspricht, wobei der Exponent $n = \infty$, das heißt unendlich groß wäre. Die Mathematiker gebrauchen hierfür die Formel $(\frac{1}{2} + \frac{1}{2})^n = 1$. Es kommt auf dasselbe hinaus, wenn wir die Formel $(1 + 1)^n$ benutzen und entwickeln.

Um klar zu machen, wie aus einer Summe von Zufälligkeiten, von denen

¹⁾ So z. B. läßt sich die entwickelte Reihe des Binoms $(1 + 1)^{12}$, die aus 13 Gliedern besteht, in folgender Weise als eine Reihe von Ganzvarianten darstellen:

Glieder = Ganzvarianten													<i>M</i>	Gesamt-
= Variantenklassen . .	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13 frequenz	
Gliederwerte = Klassen-														
frequenzen	1	12	66	220	495	792	924	792	495	220	66	12	1	4096

Der Mittelwert M ist gleich 7. Mittelwert und Mediane fallen natürlich zusammen.

die Wahrscheinlichkeit gleich groß ist, daß sie nach einer Richtung oder nach der entgegengesetzten eintreffen oder wirken, eine binomiale Verteilung hervor-
gehen kann verwendet JOHANNSEN ein sehr anschauliches Beispiel. Wenn ich eine Münze werfe, so fällt sie entweder auf den Kopf (auf der Kopfseite stehe die Zahl $+1$) oder auf das Wappen (auf dieser Seite stehe die Zahl -1). Eine dritte Möglichkeit gibt es nicht. Das ist der einfachste Fall. Wenn vier verschiedene Fälle eintreten können, wie beim Werfen eines Tetraeders mit verschieden markierten Flächen, oder wenn sechs Fälle eintreten können, wie beim Werfen eines Würfels usw., so komplizieren sich die Dinge sofort außerordentlich.

Bei einem Wurf der Münze haben wir also entweder $+1$ (Kopf) oder -1 (Wappen).

Beim zweiten Wurf ist die Wahrscheinlichkeit wieder genau gleich groß, wie das erste Mal, $+1$ oder -1 zu werfen.

Für beide Würfe zusammen genommen gibt es also vier Möglichkeiten von gleicher Wahrscheinlichkeit des Eintreffens, nämlich

- | | | | | |
|----|------------------|------|-----------------------|--------|
| 1. | beim ersten Wurf | -1 | und beim zweiten Wurf | -1 |
| 2. | " | " | " | $+1$ |
| 3. | " | $+1$ | " | -1 |
| 4. | " | $+1$ | " | $+1$. |

Wenn ich nun die Zahlenwerte für jeden Wurf zusammenzähle, so bekomme ich

- | | | |
|----|--------------|-----------------|
| 1. | Möglichkeit: | $-1 - 1 = -2$ |
| 2. | " | $-1 + 1 = 0$ |
| 3. | " | $+1 - 1 = 0$ |
| 4. | " | $+1 + 1 = +2$. |

Die beiden Möglichkeiten 2 und 3, bei denen sich die Zahlenwerte der Würfe aufheben, haben also den gleichen Wert 0. Bei den vier Möglichkeiten findet sich der Wert -2 einmal, der Wert $+2$ einmal, der Wert 0 aber zweimal, und ich kann schreiben:

$$\begin{array}{l} \text{Zahlenklassen (Summe der Zahlen auf der Münze)} \quad -2 \quad 0 \quad +2 \\ \text{Frequenz (Anzahl Fälle oder gleich wahrscheinliche Möglichkeiten)} \quad \dots \quad 1 \quad +2 \quad +1 = 4. \end{array}$$

Diese Reihe entspricht der Entwicklung der Binomialformel $(1 + 1)^2$. Es kommt augenscheinlich ganz auf das Gleiche hinaus, ob ich die zwei Würfe gleichzeitig mit zwei Münzen oder nacheinander mit einer werfe.

Nehmen wir das Spiel wieder auf, machen wir aber jetzt drei Würfe (einen Wurf gleichzeitig mit drei Münzen oder sukzessive drei Würfe mit derselben Münze). Es gibt jetzt offenbar acht gleich wahrscheinliche Möglichkeiten für das wirklich eintretende Resultat:

	Beim ersten Wurf oder bei der ersten Münze	Beim zweiten Wurf oder bei der zweiten Münze	Beim dritten Wurf oder bei der dritten Münze	Summe der Einzel- werte
1. Möglichkeit	— 1	— 1	— 1	— 3
2. „	— 1	— 1	+ 1	— 1
3. „	— 1	+ 1	— 1	— 1
4. „	— 1	+ 1	+ 1	+ 1
5. „	+ 1	— 1	— 1	— 1
6. „	+ 1	— 1	+ 1	+ 1
7. „	+ 1	+ 1	— 1	+ 1
8. „	+ 1	+ 1	+ 1	+ 3

Wir sehen, daß bei drei Würfeln die Summe — 3 nur in einem Falle, die Summe + 3 ebenfalls nur in einem Falle, die Summe — 1 in drei Fällen, ebenso auch die Summe + 1 in drei Fällen herauskommt. Ich kann folgende Reihe aufstellen:

Summe der Zahlen auf der Münze — 3 — 1 + 1 + 3

Frequenz (gleich wahrscheinliche Möglichkeiten) 1 + 3 + 3 + 1 = 8.

Diese Reihe entspricht der entwickelten Binomialformel $(1 + 1)^3$.

Ich müßte natürlich eine sehr große Zahl von Würfeln ausführen, um mit großer Sicherheit erwarten zu dürfen, daß durchschnittlich unter acht dreifachen Würfeln der Gesamtwert — 3 des dreifachen Wurfes einmal, der Gesamtwert + 3 einmal, der Gesamtwert — 1 dreimal und der Gesamtwert (immer des dreifachen Wurfes) + 1 ebenfalls dreimal vorkommt. Bei 8000 dreifachen Würfeln würde die Summe — 3 indes höchstwahrscheinlich tatsächlich annähernd 1000mal, die Summe — 1 tatsächlich ziemlich genau 3000mal herauskommen, usw.

Bei vier (gleichzeitigen oder sukzessiven) Würfeln gibt es 16 gleich wahrscheinliche Möglichkeiten, d. h. mögliche verschiedene Kombinationen von + 1 und — 1. Bei der Berechnung der Gesamtbeträge der 16 verschiedenen vierfachen Würfe würden wir die Zahlen — 4, + 4, — 2, + 2 und 0 erhalten und zwar in folgender Häufigkeit

— 4 — 2 0 + 2 + 4
Frequenz 1 + 4 + 6 + 4 + 1 = Σ 16.

Diese Reihe entspricht der Entwicklung des Binoms $(1 + 1)^4$.

Und so würden Betrachtungen über die Zahl der möglichen Kombinationen bei 5, 6, 7 usw. Würfeln ergeben, daß bei 5 Würfeln 32, bei sechs Würfeln 64, bei sieben Würfeln 128 verschiedene Kombinationen von + 1 und — 1 möglich sind, für deren Verwirklichung die gleiche Wahrscheinlichkeit besteht, die sich in 6, 7, 8 usw. äquidistante „Klassen“ von verschiedenem summarischem Wert mit folgenden Frequenzen einteilen ließe.

Bei 5 Würfeln; Wertklassen . . . — 5 — 3 — 1 + 1 + 3 + 5 Σ
Frequenz 1 + 5 + 10 + 10 + 5 + 1 = 32
Bei 6 Würfeln; Wertklassen . . — 6 — 4 — 2 0 + 2 + 4 + 6
Frequenz 1 + 6 + 15 + 20 + 15 + 6 + 1 = 64
Bei 7 Würfeln; Wert-
klassen — 7 — 5 — 3 — 1 + 1 + 3 + 5 + 7
Frequenz 1 + 7 + 21 + 35 + 35 + 21 + 7 + 1 = 128
usw.

Es ist ohne weiteres ersichtlich, daß die Frequenzreihen, die man erhält, wenn man die gleich wahrscheinlichen Kombinationsmöglichkeiten nach summarischen Werten klassifiziert, bei zunehmender Zahl der Würfe (2, 3, 4, 5, 6, 7 usw. Würfe) genau den Binomialreihen entsprechen, die man erhält, wenn man die 2., 3., 4., 5., 6., 7. usw. Potenz des Binoms $(1 + 1)^n$ entwickelt.

Einen sehr hübschen Schulversuch zur Demonstration der binomialen Verteilung, die sich ergibt, wenn zahlreiche sich gegenseitig aufhebende und ausschließende Zufälligkeiten sich summieren, hat GALTON ersonnen. JOHANNSEN (1909) hat ihn bei uns auf dem Kontinent unter den Biologen zu Ehren und Popularität gebracht. Der Apparat, der ihm dient, und der jetzt vielfach als „GALTON'scher Zufallsapparat“ bezeichnet wird, erinnert einigermaßen an das bekannte Tivoli-Spiel oder das chinesische Billard. So sinnreich einfach der Versuch selbst, so lehrreich ist GALTONS Originalerklärung desselben, an die wir uns im folgenden sehr eng anlehnen. Der Apparat (Fig. 71) besteht aus einer geneigt aufgestellten Schachtel mit Glasdeckel, welche etwa ein Viertel Zoll tief ist (Abstand zwischen Boden und Glasdeckel). Im oberen Teil der Schachtel bringt man zwei nach unten konvergierende Kartonstreifen oder Blech- oder Glasleisten an, die zusammen eine Art nach unten offenen Trichters bilden. Unterhalb dieser Öffnung sind auf dem glatten Boden der Schachtel zahlreiche Querreihen von senkrecht stehenden Stiftchen oder Stecknadeln äquidistant eingepflanzt und zwar alternierend (kreuzweise) so, daß die Stiftchen einer Querreihe in die Mitten der Zwischenräume der Stiftchen der nächst oberen und nächst unteren Querreihe zu stehen kommen. Zu unterst ist die Schachtel in eine Anzahl ziemlich schmaler, nach oben gegen das Stiftchenfeld zu offener Aufnahmefächer eingeteilt. Ich bringe nun einen Haufen kleiner Schrotkörner in die Schachtel und drehe sie zuunterst zu-

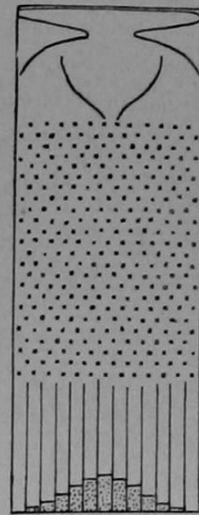


Fig. 71.

GALTONS „Zufallsapparat“ zur Demonstration der binomialen Verteilung von Varianten.
Aus JOHANNSEN. 1909.

oberst, so daß sich alle Körner in dem Raum über dem Trichter ansammeln. Dann drehe ich die Schachtel in die für den Versuch dienliche nach unten geneigte Lage zurück, wobei die Querreihen der Stiftchen genau horizontal liegen müssen. Hierbei wird das sämtliche Schrot durch seitliche Leisten gegen den Trichter gelenkt, in dessen weite obere Öffnung es eintritt und aus welchem es durch die enge untere Öffnung in das Stiftchenfeld und durch dasselbe hindurch, im Verlaufe vielfach aufgehalten und abgelenkt, in merkwürdiger und interessanter Weise in die Aufnahmefächer hinunterrollt. Der Zwischenraum zwischen je zwei benachbarten Stiftchen ist so bemessen, daß ein Schrotkorn unbehindert passieren kann, wobei es nachher notwendig auf das alternierend gestellte Stiftchen der nächst

unteren Querreihe stößt und durch dasselbe in seinem Verlauf nach der rechten (der Plus-)Seite oder nach der linken (der Minus-)Seite abgelenkt wird. Die Schrotkugelnkaskade wird nach unten immer breiter und sammelt sich zuunterst in der Schachtel in der Querreihe von Aufnahmefächern. Der obere Umriß nun der nebeneinanderstehenden Schrotsäulen dieser Fächer bildet eine eingipfelige Variationskurve (vgl. S. 245). Die Frequenzverteilung des Schrotmaterials in den Fächern nähert sich einer binomialen Variantenverteilung — und dies wiederholt sich bei jeder Wiederholung des Versuchs — und zwar um so deutlicher, je mehr Querreihen von Stiftchen angebracht sind, je kleiner die Kügelchen und enger die Fächer sind.

Hierbei ist nun folgendes zu überlegen.

Wenn ein Kügelchen auf ein Stiftchen stößt, so erscheint es uns, da wir die Ursache nicht kennen, als Zufall ob es rechts vom Stiftchen, sagen wir in der Plusrichtung, oder links vom Stiftchen, in der Minusrichtung, herunterrollt. Es muß entweder rechts oder links herunterfallen, eine andere Möglichkeit existiert hier ebensowenig, als bei der Münze, die ich werfe und die entweder auf die -1 (Wappen-)Seite oder die $+1$ (Kopfseite) fällt. Die Wahrscheinlichkeit ist für beide Alternativen gleich groß. Rollt das Kügelchen weiter, so stößt es bald wieder auf ein Stiftchen, und es ist nun wieder ein Zufall, ob es auf der Minus- oder Plusseite des Stiftchens weiterrollt. Es wiederholt sich hier genau das gleiche, mit dem gleichen Resultat, wie beim Münzenwerfen. 2, 3, 4, 5, 6, 7 usw. aufeinanderfolgende Kollisionen eines und desselben Schrotkugelhens beim Herunterrollen durch das Stiftchenfeld entsprechen 2, 3, 4, 5, 6, 7 usw. mal wiederholten Würfeln einer und derselben Münze, und die gleichzeitigen Kollisionen von 2, 3, 4, 5, 6, 7 usw. Kügelchen mit den Stiftchen des Feldes entsprechen 2, 3, 4, 5, 6, 7 usw. gleichzeitigen Würfeln verschiedener Geldstücke.

Während wir von totem Versuchsmaterial sprechen, das wir einer großen Anzahl zufälliger Einwirkungen aussetzen, so dürfen wir wohl ins Gedächtnis zurückrufen, daß die Verteilung unseres Kiesmaterials in aufsteigende Längensklassen auch eine allerdings nur in grober Weise sich der symmetrisch binomialen Verteilung annähernde Gruppierung ergab. (Vgl. S. 231 u. ff.)

GALTON selbst fügt zu der obigen Darstellung des Versuchs noch folgendes hinzu. Das Prinzip, nach welchem der Apparat funktionieren soll, ist das, daß jedes Schrotkorn einer Anzahl kleiner und voneinander unabhängiger Zufälle bei seinem Herunterrollen ausgesetzt ist. In seltenen Fällen begünstigt eine Reihe günstiger Zufälle, daß ein Schrotkorn wiederholt nach derselben Außenseite fällt und unten in ein extrem seitlich liegendes Fach (eine extreme Variantenklasse!) gerät. In der großen Mehrzahl der Fälle wird die Zahl der Zufälle, welche die Abweichung nach rechts herbeiführen, durch die Zahl der Zufälle, welche eine Abweichung nach links bedingen, mehr oder minder ausgeglichen. Infolgedessen finden die meisten Schrotkörner den Weg in die Mittelfächer, welche in der Achsenverlängerung des Trichters liegen. Die Häufigkeit, mit der Körner sich schließlich von dieser Mittellinie nach rechts und links entfernen, nimmt in einem viel stärkeren Verhältnis ab, als diese Abstände zunehmen. Dieses versinnbildlicht und erklärt, warum die Mittelmäßigkeit so gemein ist.

Welches ist nun der biologische Sinn der so außerordentlich häufigen binomialen Verteilung der Varianten von Organismenpopulationen. Dieser Sinn läßt sich zunächst nur für genotypisch einheitliche Populationen vermuten¹⁾. Er ist offenbar der, daß ein jeder lebende Organismus während seiner ganzen Entwicklung in zahlreichen Merkmalen von zahlreichen zufällig einwirkenden Faktoren beeinflusst wird, bei quantitativen Charakteren bald nach der Plus-, bald nach der Minusseite hin. Nur sind die Einwirkungen außerordentlich mannigfaltiger Natur und für die verschiedenen Varianten einer Population nie ganz genau übereinstimmend.

Die Variante wird in ihrer Entwicklung auch durch andere Varianten derselben Population beeinflusst, wie beim Herunterrollen zwei, drei oder mehr Schrotkörnern aneinanderprallen können. Betrachten wir die Summe der definitiven Einzelschicksale der Varianten einer Population, die verschiedenartige Ausbildung eines und desselben Merkmals bei den verschiedenen Varianten einer Population, kurz die Variabilität, so wundern wir uns deshalb nicht mehr so sehr über die Gültigkeit der Zufallsformeln und Wahrscheinlichkeitsregeln.

Z. B. der Wuchs, die Größe der Individuen einer Pflanzenpopulation. Sehen wir von der möglichen Verschiedenheit der genotypischen Konstitution ganz ab, so sind schon die Samen auch bei noch so homogenem Material untereinander verschieden in der Länge, der Breite, dem Gewicht, dem Eiweißgehalt, dem Zuckergehalt usw. usw., und wahrscheinlich würde eine biometrische Untersuchung auch für jedes einzelne der variablen Merkmale eine annähernd symmetrisch binomiale Verteilung der Varianten ergeben. Aber abstrahieren wir hiervon. Auf dem Areal, auf dem wir die Samen ausgesät haben, wachsen die Pflanzen unter einer Unzahl von verschiedenen bald — hier mit Bezug auf den Wuchs — nach der Plus-, bald nach der Minusseite wirkenden Bedingungen auf, und diese Bedingungen sind mannigfaltig verschieden der Zeit nach für ein und dasselbe heranwachsende Pflanzenindividuum und dem Orte nach für die zahlreichen verschiedenen Individuen einer Population. Der eine Same kommt unter ein Steinchen zu liegen, der andere ruht in lockerer Erde. Der eine liegt tiefer begraben, der andere ganz an der Oberfläche. Die Lage der Samen ist zufällig, aber die verschiedene Lage hat gewiß auch auf die Leichtigkeit des Keimens einen gewissen Einfluß. Der Dünger ist auf dem Areal nicht gleichmäßig verteilt und überhaupt die Bodenbeschaffenheit

¹⁾ Es ist außerordentlich lehrreich zu vernehmen, was FRIEDRICH HEINCKE (1898) von der Übereinstimmung der Form der Variabilität von Organismensippen mit der GAUSSschen hypothetischen Fehlerverteilung bei Beobachtungen sagte:

„Dieses Fehlergesetz, übertragen auf die Variabilität der Individuen einer Lokalforn (Rasse, Stamm, Familie) besagt folgendes: Wie allen Einzelbeobachtungen eines Objekts eine wahre Größe desselben zugrunde liegt, so liegt in irgendeiner Eigenschaft allen Individuen einer Rasse eine bedingte wahre (mittlere, typische) Größe zugrunde, die als der Ausdruck der lokalen Lebensbedingungen aufgefaßt werden muß. Die Natur ist gleichsam bemüht, immer wieder diesen wahren Wert der Eigenschaft hervorzubringen, aber es gelingt ihr niemals vollkommen, vielmehr macht sie bei jedem Versuch, d. h. jedem Individuum, einen größeren oder kleineren Fehler. Die Größe und Häufigkeit dieser Fehler aber richtet sich genau nach den Gesetzen des Zufalls, d. h. nach dem GAUSSschen Fehlergesetz.“

nicht überall ganz die gleiche. Hier fielen die Samen bei der Aussaat dichter, dort weniger dicht. Hier nehmen sie einander mehr, dort weniger Nahrung und Licht weg. Diese Stelle ist feuchter als jene. Und so der im entgegengesetzten Sinne einwirkenden Zufälligkeiten mehr.

Oder denken wir etwa an die verschiedenen Faktoren, welche die Größe von Samen beeinflussen; vor allem an die verschiedenen Ernährungsfaktoren. Als solche können wir beispielsweise mit BAUR anführen a) die Zahl der Samen in der betreffenden Hülse; b) die Zahl der Hülsen am Tragzweige; c) die Zahl der Blätter am Tragzweige; d) die Größe der Blätter am Tragzweige; e) die Belichtungsverhältnisse des Tragzweiges. „Ist in einer Hülse nur eine Eizelle befruchtet, so wird der Same besser ernährt und größer werden, als wenn mehrere Eizellen befruchtet worden wären“ usw.

Die Abweichungen von der symmetrischen binomialen Verteilung, die dem Ausdrucke $(1 + 1)^n$ entspricht, sind bei den empirischen Variationsreihen sehr mannigfaltiger Natur. Die Symmetrie ist, wie schon eine Inspektion der von uns angeführten Reihen ergibt, meist mehr oder weniger stark gestört. Die nächstliegende Erklärung für die Asymmetrie vom mathematischen Standpunkte aus ist die, daß von unendlich vielen, im entgegengesetzten Sinne wirkenden Faktoren, die dem Maß der Wirkung nach als gleichwertig angenommen werden, auf eine gegebene Population eben nur eine beschränkte Anzahl einwirkt, irgendein Assortiment positiv und negativ wirkender Faktoren, die sich miteinander nach den Regeln der Wahrscheinlichkeit kombinieren. Halten sich nun die positiven und negativen Ursachen nicht das Gleichgewicht, so muß eine asymmetrische Reihe entstehen. Über die biologische Ursache der Asymmetrie gibt uns die Biometrik keinen Aufschluß. Es ist das, wie wir schon wissen, ein sehr schwieriges Problem, das an anderen Orten noch diskutiert wird. Hier wollen wir uns mit folgenden Andeutungen begnügen. Es ist sehr wohl denkbar, daß die Variationsreihe einer Population asymmetrisch sein könnte, auch wenn sich die während der ganzen Entwicklung der Population einwirkenden Faktoren und die Ausgangsfaktoren, wie Größe, Gewicht, Stickstoffgehalt, Zuckergehalt der Samen nach positiver und negativer Richtung vollständig die Wage halten würden. Es könnte nämlich bloß allein durch das Manifestwerden verschiedener erblicher Konstitutionen und durch die bei der Befruchtung erfolgte mannigfaltige Kombination solcher Konstitutionen eine Asymmetrie entstehen. Die auf Vererbung beruhende Variation für sich allein könnte, biometrisch untersucht, eine asymmetrische Reihe ergeben.

Es liegt auf der Hand, daß nicht nur die Zahl der in entgegengesetztem Sinne einwirkenden Faktoren auf der Plus- und auf der Minusseite verschieden sein kann, sondern daß sich die Faktoren auch durch das Maß ihrer Wirkung unterscheiden können. Doch läßt sich das Maß in Zahleneinheiten ausdrücken.

Wir haben bis jetzt bei unseren Betrachtungen der Binomialformel angenommen, a sei gleich b , d. h. die Summe der Plusfaktoren sei gleich der Summe der

Minusfaktoren. Wir wollen jetzt annehmen a und b seien ungleich groß und den einfachen Fall setzen, $a = 2$ und $b = 1$; a also sei doppelt so groß als b .

Entwickeln wir jetzt die Summationsreihen dieser Werte für die niedersten Potenzen, so erhalten wir

$$\begin{aligned}(a+b)^2 &= a^2 + 2ab + b^2 \\(2+1)^2 &= 2^2 + 2 \times 2 \times 1 + 1^2 \\&= 4 + \underbrace{4}_{4} + 1 \\(a+b)^3 &= a^3 + 3a^2b + 3ab^2 + b^3 \\&= 2^3 + 3 \times 2^2 \times 1 + 3 \times 2 \times 1^2 + 1^3 \\&= 8 + \underbrace{12}_{12} + \underbrace{6}_{6} + 1 \\(a+b)^4 &= a^4 + 4a^3b + 6a^2b^2 + 4ab^3 + b^4 \\&= 2^4 + 4 \times 2^3 \times 1 + 6 \times 2^2 \times 1^2 + 4 \times 2 \times 1^3 + 1^4 \\&= 16 + \underbrace{32}_{32} + \underbrace{24}_{24} + \underbrace{8}_{8} + 1 \\(a+b)^5 &= a^5 + 5a^4b + 10a^3b^2 + 10a^2b^3 + 5ab^4 + b^5 \\&= 32 + 80 + 80 + 40 + 10 + 1 \\(a+b)^6 &= a^6 + 6a^5b + 15a^4b^2 + 20a^3b^3 + 15a^2b^4 + 6ab^5 + b^6 \\&= 64 + 192 + 240 + 160 + 60 + 12 + 1\end{aligned}$$

Diese Binomialreihen zeigen ausgesprochene Asymmetrie, doch ist zu beachten, daß die Asymmetrie mit steigender Potenz des Binoms abnimmt. Mit Recht weist JOHANNSEN auf die biometrische Bedeutung dieser Erscheinung hin, auf die, wie es scheint, zuerst der Astronom J. C. KAPTEYN aufmerksam machte: JOHANNSEN hat den Ausdruck $(a+b)^{40}$ für $a = 2$ und $b = 1$ entwickelt. Man erhält in der Summationsreihe $n+1 = 41$ Glieder. Um nicht mit den sehr großen Zahlen operieren zu müssen, hat er die Summe der Werte (Frequenzen) aller Glieder auf 1000 reduziert. Die ersten 4 und die letzten 17 Gliederwerte werden dann so klein, daß man sie auslassen kann. Die übrigbleibenden 20 Glieder zeigen dann folgende Werte oder, biometrisch gesprochen, die 20 Klassen zeigen folgende Frequenzen:

Glieder (Klassen)	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
Werte (Frequenzen)	1	2	6	13	27	48	75	102	123	133	128	111	87	61	39	23	12	6	2	1

Die bloße Inspektion dieser Reihe (ohne weitere Ermittlung der Konstanten M , q_1 , Med , q_3 , Q usw.) zeigt, daß die Asymmetrie bei dieser hohen Potenz $(2+1)^{40}$ eine recht geringfügige geworden ist. Die Biologie muß aber mit hohen Potenzen rechnen, denn es wirken auf die einzelnen Individuen und ihre biometrisch zu messenden Teile während der Entwicklung zweifellos äußerst zahlreiche in ihrer Richtung entgegengesetzte Einflüsse ein.

XXI. Das einfachste Mittel, empirische Variationsreihen vergleichbar zu machen.

Empirisch ermittelte Variationsreihen bekommen erst durch Vergleichung ihren wahren Wert. Das nächstliegende Mittel, um eine solche Vergleichung vergleichbarer ganzer Variationsreihen zu erleichtern, ist das, die Gesamtsumme der beobachteten Varianten jeder der zu vergleichenden Populationen

rechnerisch auf 100 oder 1000 oder 10 000 zu reduzieren oder zu vergrößern und dann die Klassenfrequenzen in Prozentsen, Promillen oder Prodekamillen anzugeben.

Ich will z. B. die Variabilität in der Blattlänge eines Strauches von einem bestimmten Standorte mit der Variabilität der Blattlänge eines Strauches derselben Art von einem anderen Standort vergleichen (etwa als Mittel zu dem Zweck, den Einfluß bestimmter äußerer Bedingungen auf die Blattlänge zu studieren). Der Strauch vom Standort *A* hat 114 Blätter (eine Blätterpopulation von 114 Varianten); der Strauch vom Standort *B* hat hingegen 221 Blätter.

Ich messe die Länge der Blätter und klassifiziere die Varianten einer jeden Population nach 1 mm-Klassen und erhalte die folgenden beiden empirischen Variationsreihen mit der Frequenz in absoluten Zahlen.

Klassen in mm . . .	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	<i>n</i>
Frequenz, Standort <i>A</i>	1	0	1	3	8	27	31	26	9	6	2	0	0	114
„ „ Standort <i>B</i>	1	1	3	15	19	38	52	40	28	17	5	0	2	221

Ich reduziere nun die Zahl der Varianten für beide Populationen auf 100 und drücke die Frequenz aller Klassen in beiden Populationen in Prozentsen aus. Die Rechnung ist einfach. Ich berechne den Quotienten $\frac{100}{n}$, wobei *n* für den Standort *A* = 114 und für den Standort *B* = 221 ist, und multipliziere diesen Quotienten mit *p*, der absoluten Frequenz einer jeden Klasse, dann erhalte ich die Klassenfrequenzen in Prozentsen. Die beiden Frequenzreihen sind dann direkt vergleichbar. Hier folgen sie. Die Prozente der Frequenzen sind dabei auf eine Dezimalstelle abgerundet angegeben.

Klassen in mm	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	
Frequenz in %, Standort <i>A</i>	0,9	0	0,9	2,6	7	23,7	27,2	22,8	7,9	5,3	1,8	0	0	
„ „ in %, „ „ Standort <i>B</i>	0,5	0,5	1,4	6,8	8,6	17,2	23,5	18,1	12,7	7,7	2,3	0	0,9	

Der Mittelwert ist für die Blätterpopulation *A* = 18,07 mm, für die Population *B* = 18,15; das Quartil für *A* ist = 0,992 mm, der *M*-Quartilskoeffizient = 5,49; das Quartil für *B* = 1,239, der *M*-Quartilskoeffizient = 6,82. Quartil und Quartilkoeffizient sind dabei nach den absoluten Frequenzahlen berechnet. Die Variabilität in der Blattlänge ist bei dem Strauche vom Standort *B* nicht viel, aber immerhin merklich größer als beim Strauche vom Standort *A*.

FRIEDRICH HEINCKE hat in seinem berühmten Werk (1898) die Variabilität zahlreicher Merkmale bei verschiedenen Rassen und Populationen von Heringen verglichen. Wir kommen später in einem besonderen Abschnitt auf gewisse Ausführungen HEINCKES zurück. Er prüfte unter anderem auch die Wirbelzahl und fand z. B. bei 172 laichreifen Schleyheringen folgende Verhältnisse:

Zahl der Wirbel	53	54	55	56	57	<i>n</i>
„ „ Heringe	2	9	77	72	12	172
%, d. h. auf <i>n</i> = 100 reduziert	1	5	45	42	7	100

Er verglich mit dieser Ausbeute eine andere Population von 239 Schleyheringen, die nicht alle vollkommen laichreif waren, indem er die Klassenfrequenzen in Prozent ausdrückte und erhielt die folgende vergleichbare Variationsreihe, der wir noch zwei andere von anderen Hering r a s s e n beifügen:

Zahl der Wirbel	53	54	55	56	57	58
Zahl der Heringe in % von n , $n = 239$. .	2	5	44	40	9	—
Zahl der Individuen einer zweiten Rasse, %	—	—	7	46	46	1
„ „ „ „ dritten Rasse, %	—	—	—	24	56	20

B. Die graphische Darstellung der Variabilität.

Verglichen mit der Vorstellung, welche bloße Variationsreihen, wie deren mehrere im vorstehenden Abschnitt vorgeführt worden sind, von der Art und dem Maß der Variabilität eines Merkmals innerhalb einer Population erwecken, ist das Bild dieser Variabilität, das uns die *graphische Methode* gewährt, zweifellos übersichtlicher, anschaulicher und unmittelbarer überzeugend. Bei der Methode der bloßen Variationsreihen muß ich, da ich nicht gleichzeitig viele Glieder der Zahlenreihe im Auge behalten und ihre verschiedenen Werte gleichzeitig auf mich einwirken lassen kann, die Werte der einzelnen, oft sehr zahlreichen Glieder und zugleich ihre Aufeinanderfolge im *Gedächtnis* behalten, um eine adäquate Vorstellung von der Variabilität zu erhalten. Bei der graphischen Methode orientiert mich gewissermaßen ein einziger Blick auf den Verlauf einer Linie, der *Variationslinie*, über Art und Maß der Variation.

XXII. Galtonsche Ogive¹⁾. Abszissenachse. Ordinaten.

Ein sehr einfaches und zugleich exaktes Verfahren, um die Variabilität graphisch darzustellen, ist folgendes. Wir untersuchen, um ein von *DE VRIES* illustriertes Beispiel zu benutzen, die Variabilität in der Länge einer kleinen Population von 16 Blättern des Kirschlorbeers (*Prunus laurocerasus*). Wir legen zu diesem Zwecke die 16 Blätter nach der Reihenfolge ihrer Länge in der durch die Fig. 72 illustrierten Weise nebeneinander, so daß ihre Mittelrippen in gleichen Abständen voneinander und senkrecht auf der geraden gemeinsamen Grundlinie stehen. Die Aufzählungsnummern sind unter der Grundlinie angebracht. Man verbindet nun die Spitzen aller aufeinanderfolgenden Blätter durch gerade Linien und erhält so die gebrochene Linie, welche man die *GALTONsche Ogive* nennt.

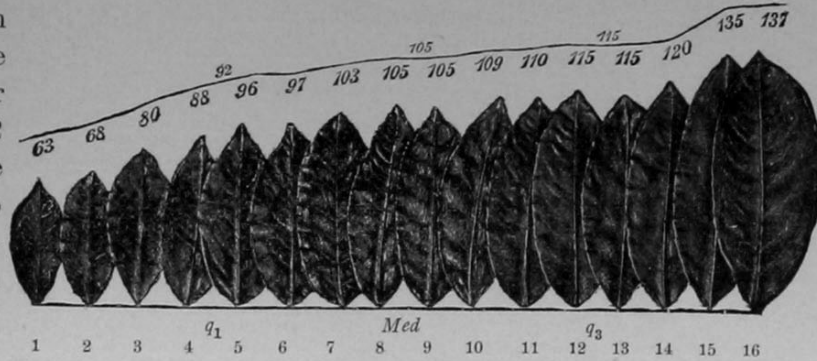


Fig. 72.

Sechzehn Blätter des Kirschlorbeers, nach ihrer Länge in Reih und Glied gestellt. Weitere Erklärung im Text. Nach *DE VRIES*.

stehen. Die Aufzählungsnummern sind unter der Grundlinie angebracht. Man verbindet nun die Spitzen aller aufeinanderfolgenden Blätter durch gerade Linien und erhält so die gebrochene Linie, welche man die *GALTONsche Ogive* nennt.

¹⁾ *Ogive* bedeutet in der Architektur die Rippe eines gewissen gotischen Spitzbogengewölbes.

In der Figur ist sie in die Höhe gerückt, um sie deutlicher zu zeigen. Die Zahl über jedem Blatt gibt seine Länge in Millimetern an. Man kann zum Zwecke der praktischen Darstellung die wirkliche Länge der Varianten selbstverständlich beliebig vergrößern oder verkleinern, vorausgesetzt, daß alle Varianten gleichmäßig vergrößert oder verkleinert werden. Auch den Abstand der Varianten voneinander kann man beliebig groß machen, wenn man nur alle Abstände gleich groß macht. — Daß die Umrisse der Blätter in der Figur eingezeichnet sind, ist nur in der Absicht der leichten ersten Orientierung und Veranschaulichung geschehen. In Wirklichkeit ist das ganz unnötig, denn wir haben es jetzt nur mit der Länge der Blätter zu tun und abstrahieren völlig von anderen Merkmalen derselben, wie Breite, Form des Blattrandes usw. Die Länge der Blätter kann ich aber ganz einfach, durch entsprechend lange gerade Linien, angeben, die ich äquidistant senkrecht auf der Grundlinie errichte. Indem ich die freien Enden dieser Linien miteinander geradlinig verbinde, erhalte ich natürlich dieselbe gebrochene, von links nach rechts aufsteigende Ogivenkurve, die ich vorhin erhalten habe.

Die Grundlinie heißt die Abszissenachse und die darauf errichteten Senkrechten heißen die Ordinaten. Abszisse und Ordinaten kehren in allen graphischen Darstellungen wieder. Hier gibt es so viele Ordinaten von bestimmter Länge als Varianten von der betreffenden Länge.

Unsere Ogivenkurve demonstriert das QUÉTELETSche Gesetz von der Annäherung an die binomiale Verteilung der Varianten. Man achte auf die Steilheit der Kurve. Wenn mehrere Varianten gleich lang sind, so sind auch ihre entsprechenden Ordinaten gleich lang, ihre Endpunkte gleich weit von der Grundlinie der Abszisse entfernt. Die diese Endpunkte verbindende Linie ist eine der Grundlinie parallel verlaufende gerade Linie. Sie ist eine horizontale Linie. Je länger also eine horizontal verlaufende Linienstrecke ist, um so zahlreichere Varianten zeigen dieselbe Länge. Bei unserer Kurve sind nur zwei kurze, zwei aufeinanderfolgende Ordinaten verbindende Linienstrecken horizontal. Die Ogive verläuft horizontal zwischen der 8. und 9. Ordinate, welche beide die Länge von 105 mm repräsentieren und zwischen der 12. und 13. Ordinate, welche beide einer Länge von 115 mm entsprechen.

Die Kurve wird um so steiler nach rechts ansteigend, je größer die Differenz in der Länge zwischen den aufeinanderfolgenden Ordinaten wird. Die steilste Strecke unserer Ogivenlinie findet sich zwischen der 14. und 15. Ordinate. Der Unterschied in der Länge der beiden Ordinaten, welche die Längen von zwei entsprechenden Blättern repräsentieren, beträgt hier 15 mm.

Der Verlauf der Ogivenkurve ist also leicht zu interpretieren. Wo die Steigung am geringsten, sind die Abweichungen der Varianten am geringsten; ist gar keine Steigung, findet sich gar keine Abweichung. Wo die Steigung steil, ist der Unterschied groß. Die Abweichungen der Kurve vom geradlinigen Verlauf geben die Abweichungen von der gleichmäßigen Zunahme der Länge bei den nach der zunehmenden Größe in eine Reihe gestellten Varianten, den Individuen unserer kleinen Population, an.

Unsere Ogive ist auf eine lange Strecke in ihrem mittleren Verlauf ziemlich flach, fast horizontal. Das bedeutet, daß die meisten Varianten nur wenig voneinander und von der Durchschnittslänge abweichen. Am Anfang und am Ende wird die Kurve auf kurze Strecken steiler. Die Kürze dieser Strecken und ihre Steilheit gibt an, daß die geringsten und größten Längen, die größten Abweichungen vom Durchschnitt nur durch wenig zahlreiche Varianten vertreten sind. (Hier kommen auch größere Längenunterschiede zwischen benachbarten Varianten häufiger vor.) Dieses Verhalten entspricht in der Tat dem QUÉTELETSchen Gesetz von der annähernd binomialen Verteilung der Varianten.

Im vorliegenden Fall ist es leicht, die Lage der Viertelgrenzen, q_1 , Med , q_3 , und damit das Quartil und den Quartilkoeffizienten zu bestimmen und die Viertelgrenzen auf der Kurve einzutragen. Die Population besteht aus 16 Varianten, $n = 16$. Die erste Viertelgrenze liegt also exakt in der Mitte zwischen dem 4. und 5. Blatt, zwischen der 4. und 5. Ordinate. Die 4. hat eine Länge von 88 mm, die 5. eine solche von 96 mm; der halbe Abstand beträgt 4 mm. q_1 liegt also bei $88 + 4$ oder $96 - 4$, d. h. bei dem 92 mm-Punkt der Variationskurve, da, wo diese exakt 92 mm von der Abszisse entfernt ist. Die Mediane Med liegt zwischen der 8. und 9. Ordinate, bei Punkt 105 der Kurve, in der Mitte der hier vorkommenden horizontalen Strecke. q_3 beträgt 115, d. h. liegt in der Mitte der horizontalen Strecke, welche 115 mm von der Abszisse entfernt ist. Der Hälftenspielraum beträgt $115 \text{ mm} - 92 \text{ mm} = 23 \text{ mm}$, was bei einer totalen Variationsbreite der Population von 74 mm sehr viel ist. Das Quartil $\frac{q_3 - q_1}{2} = 11,5 \text{ mm}$ und der M -Quartilkoeffizient

$$\frac{100 Q}{M} = \frac{1150}{102,88} = 11,18\%. \quad \left(M = \frac{\sum p v}{n} = \frac{1646}{16} = 102,88 \right)$$

Die graphische Darstellung der Variabilität in der hier beschriebenen Weise durch eine Ogivenkurve ist nicht nur für Merkmale zulässig, welche durch Längenmaße gemessen, sondern auch für solche, die gewogen werden können. Ich kann ja die Gewichtseinheiten in Längenmaßeinheiten zur Darstellung bringen, z. B. Gramme in Millimetern.

Die Methode, eine Variationskurve auf Grund der Aufzählungsreihe so zu konstruieren, daß jede einzelne Variante, jedes einzelne Individuum zur Geltung kommt, daß das Maß einer jeden einzelnen Variante durch eine besondere Ordinate von entsprechender Länge auf der Abszissenachse angegeben wird, ist für ganz kleine Populationen tadellos. Allein kleine Populationen genügen eben nicht, um die Variabilität eines Merkmals bei einer systematischen Einheit mit annähernder Sicherheit zu bestimmen. Wenn immer möglich, sollte man sich eine Population von sagen wir 1000 Varianten zu verschaffen trachten. Die Variabilität einer Population von 1000 Varianten in der angegebenen Weise graphisch darzustellen, also auf der Abszissenachse 1000 in der Reihenfolge ihrer Größe geordnete Varianten äquidistant als Ordinaten von entsprechender Länge abzumessen und die Endpunkte durch gerade Linien zu verbinden, ist eine sehr mühselige Arbeit.

Wenn ich die Äquidistanz nur 1 mm groß nehme, so brauche ich ein 1 m langes Papier, um darauf sämtliche 1000 Ordinaten zu errichten und abzumessen. Es ist aber auch eine unnütze Arbeit, denn ich komme auf einem kürzeren Wege zu einem an Sicherheit vollständig hinreichenden Resultat.

Ich nehme nämlich meine Zuflucht wieder zu einer Klassifikation des Materials. Wählen wir als Beispiel die Variation in der Zahl der Flossenstrahlen der Schwanzflosse von *Pleuronectes* bei einer Population von 597 Exemplaren vom Großen und Kleinen Belt. Es handelt sich um Ganzvarianten. Die Klassifikation wurde schon S. 239 vorgenommen. Wir reproduzieren die dort aufgestellte Variationsreihe und fügen die Aufzählungsreihe hinzu:

Varianten (Strahlenszahl)	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57
Frequenz	3	6	18	36	75	98	116	104	77	32	18	10	3	1
Aufzählungsreihe. . . .	3	9	27	63	138	236	352	456	533	565	583	593	596	597

Auf einem Bogen Millimeterpapier (solches ist in allen Schreibmaterialienhandlungen erhältlich) ziehe ich eine horizontale Abszissenachse. Diese wird immer mit X—X bezeichnet (Fig. 73). Auf ihr errichte ich ganz links auf dem Blatt eine Senkrechte, die Ordinatenachse Y—Y. Die Abszissenachse teile ich in gleich große Strecken ein, von denen jede einer bestimmten Anzahl Varianten entspricht, etwa so, daß auf eine Abszissenstrecke von 1 mm fünf Varianten kommen. Bis zu einer Distanz von 50 mm vom Anfangspunkt 0 würden also 250 Varianten vorkommen. Und nun stecke ich auf dieser Abszissenachse die Distanzen ab, die den Zahlen der Aufzählungsreihe 3, 9, 27, 63, 138 usw. entsprechen. Die erste Zahl 3 liegt in einem Abstand von $\frac{3}{5}$ mm von 0; die Zahl 9 in einem solchen von $\frac{9}{5} = 1,8$ mm, die Zahl 27 in einem solchen von $\frac{27}{5} = 5,4$ mm usw. usw.

Auf der Ordinatenachse hingegen trage ich in äquidistanten Abständen die Grenzen der Variantenklassen ein. Ich kann diese Abstände beliebig groß wählen, wenn sie nur alle untereinander gleich sind. 44,5 kann ich als die obere Grenze der Ganzvariantenklasse 44 und die untere Grenze der Ganzvariantenklasse 45 betrachten usw. Unten beim Punkt 0 würde die untere Grenze der niedersten Variantenklasse liegen.

Bis zur Grenze 44,5 gibt es 3 Varianten, ich stecke nun auf der dieser Grenze entsprechenden, der Abszisse parallelen horizontalen Linie den der Zahl 3 der Aufzählungsreihe entsprechenden Abstand $\frac{3}{5} = 0,6$ mm ab.

Bis zur Grenze 45,5 gibt es 9 Varianten. Das entspricht einer Abszissenstrecke von 1,8 mm, die ich auf der der Grenze 45,5 entsprechenden horizontalen Linie markiere.

Bis zur Grenze 46,5 gibt es 27 Varianten. Das entspricht einer Abszissenstrecke von 5,4 mm, deren Endpunkt ich auf der der Grenze 46,5 entsprechenden horizontalen Linie markiere. Und so fort. Ich markiere auf jeder der übereinanderliegenden horizontalen Grenzlinien der Variantenklassen den Punkt, welcher der Zahl der Varianten entspricht, die sich in der Population bis zu der betreffenden Grenzlinie finden. Usw.

Alle die aufeinanderfolgenden Punkte verbinde ich durch gerade Linien. So erhalte ich eine die Variation der Population angegebende Linie, wiederum eine

Ogivenkurve (Fig. 73), ganz von der Art derjenigen, die wir vorhin erhielten. Während ich aber bei den Kirschlorbeerblättern für jede einzelne Variante (jedes einzelne Blatt) den „Kurvenpunkt“ bestimmte, habe ich hier nur für je eine Variantenklasse den Kurvenpunkt markiert, so z. B. nur einen Punkt für die ganze zahlreiche aus 104 Varianten bestehende Klasse 51 und im Ganzen, für die Gesamtpopulation nur 14 Punkte anstatt 597 wie es bei dem ersteren Verfahren nötig gewesen wäre. Und doch hat die Korrektheit der graphischen Darstellung nicht nennenswert gelitten, denn es kommt in den Abszissen- und Ordinatenstrecken jede einzelne Variante zur Geltung, nur in etwas anderer Form.

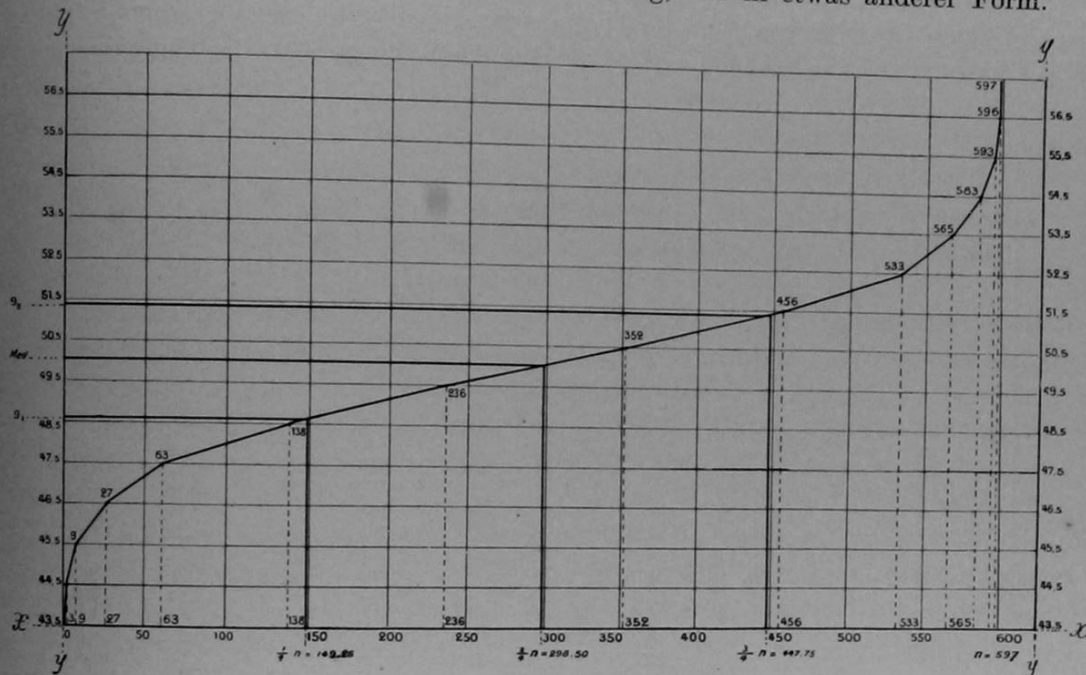


Fig. 73.

Ogivenkurve für die Zahl der Flossenstrahlen in der Schwanzflosse bei einer Population von 597 Exemplaren von *Pleuronectes* ($n = 597$). Die Zahlen oberhalb der Abszissenachse $X-X$ entsprechen der Aufzählungsreihe. q_1 und q_3 = Viertelsgrenzen $\frac{1}{4}n$ und $\frac{3}{4}n$. Med = Mediane = $\frac{1}{2}n$. Nähere Erklärung im Text.

Wie interpretiere ich diese Kurve, wie „lese“ ich sie? Offenbar genau so wie die Kurve aus allen einzelnen Varianten. Die Steilheit der Kurve gibt die Klassenfrequenz an; je steiler die Kurve, um so geringer die Frequenz. Unsere Kurve wird an den beiden Enden immer steiler. Je beträchtlicher die Abweichung vom Mittel ist (je mehr die Zahl der Flossenstrahlen vom Mittel nach der +- oder --Seite abweicht), um so seltener wird sie. Die Kurve ist in einer langen Strecke in der Mitte sehr wenig geneigt. Das heißt, die Zahl der Flossenstrahlen ist bei der Mehrzahl der Varianten ziemlich gleich groß und weicht nur wenig, aber ziemlich gleichmäßig, nach der +- und --Seite vom Mittel ab.

Die prinzipielle Übereinstimmung der Variantenklassenogive mit der Einzelvariantenogive wird noch besonders deutlich, wenn ich

noch eine andere Form der graphischen Darstellung wähle, die sich der bei der Herstellung der Einzelvariantenogive verwendeten mehr nähert. Ich meine die Konstruktion einer Treppenlinie oder einer Treppenkurve (Fig. 74). Ich verfare dabei folgendermaßen. Gehen wir von der Klasse aus, welche die größte Frequenz aufweist. Es ist die Klasse mit 50 Flossenstrahlen. In dieser Klasse finden sich 116 Varianten, die alle (wir haben es ja mit Ganzvarianten zu tun) 50 Flossenstrahlen besitzen. Das erste Individuum von diesen 116 ist das 236. der Aufzählungsreihe, das letzte das 352. Ich suche auf der Abszissenachse den Punkt auf, welcher dem 236. Varianten der Aufzählungsreihe entspricht, oder noch besser, der Kürze und Einfachheit halber den Punkt, welcher dem letzten Individuum der vorhergehenden Klasse, dem Individuum 235 der Aufzählungs-

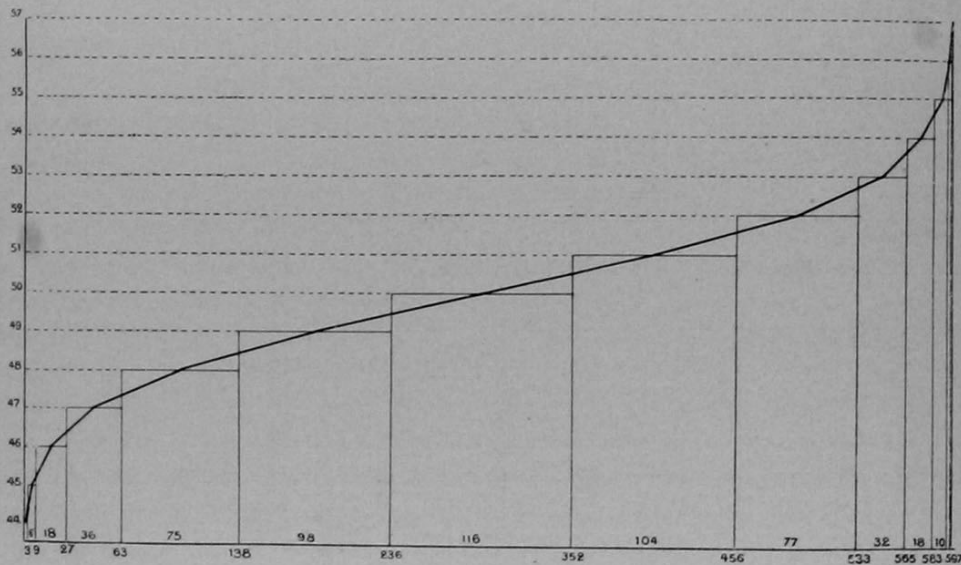


Fig. 74.

Treppenvolygon mit Ogivenkurve für die Variabilität der Zahl der Flossenstrahlen in der Schwanzflosse derselben Population von 597 Exemplaren von *Pleuronectes*. Die Zahlen oberhalb der Abszissenachse geben die Klassenfrequenz, diejenigen unterhalb dieser Linie die Aufzählungsreihe an. Weitere Erklärung im Text.

reihe, entspricht. Der Abstand zwischen den beiden Punkten ist so klein, daß ich die Punkte auf dem Papier nicht gut auseinanderhalten kann ($\frac{1}{5}$ mm). Ich errichte auf diesem Punkte, welcher $\frac{235}{5}$ mm von dem Anfangspunkte der Abszissenachse entfernt ist, eine Ordinate, deren Länge (Höhe) der Strahlenzahl 50 entspricht. Diese Länge läßt sich leicht ermitteln, wenn ich von Punkt 50 der Ordinatenachse eine Horizontale zur Ordinate der Variante No. 235 hinziehe. Ich errichte auf dem Punkte, welcher dem letzten Individuum der Klasse entspricht, in einem Abstand von $\frac{352}{5}$ mm vom 0-Punkte der Abszissenachse eine zweite Ordinate, welche die gleiche Höhe hat, denn alle Individuen der Klasse haben die gleiche Strahlenzahl. Die oberen Endpunkte dieser beiden Grenzordinaten der Klasse verbinde ich durch eine gerade Linie. Diese Linie ist horizontal. Stelle ich mir vor, ich hätte zwischen den Grenzordinaten sämtliche Ordinaten aller übrigen 115 Individuen

dieser Klasse errichtet, so würden ihre oberen Endpunkte, da alle 116 Ordinaten gleich lang sind, in diese Linie fallen. Indem ich die Linie zwischen den Endpunkten der beiden Grenzordinaten gezogen habe, habe ich mir selbstverständlich das Eintragen aller übrigen 115 Zwischenordinaten erspart. Ich erhielt bei dem Verfahren ein Rechteck, dessen Basis der Frequenz und dessen Höhe der Strahlenzahl der Klasse entspricht. Nun konstruiere ich für jede Variantenklasse das Rechteck, das ihrer Frequenz und ihrer Flossenstrahlenzahl entspricht. Dann wird die Variation der ganzen Population durch eine Serie von 14 treppenförmig übereinanderliegenden horizontalen Linien angegeben. Die Stufenhöhen dieser Treppe sind überall die gleichen, denn die Variantenklassen (nach der Zahl der Flossenstrahlen gebildet), sind ja äquidistant, die Breite der Treppenstufen (die Länge der horizontalen Linien) ist aber sehr verschieden groß, weil sie der sehr verschieden großen Frequenz der einzelnen Klassen entspricht. Die ersten und letzten Stufen sind sehr schmal, die Stufen in der halben Höhe der Treppe sehr breit. Am breitesten ist die siebente Stufe, weil sie der Klasse mit der größten Frequenz, derjenigen mit 50 Flossenstrahlen und 116 Varianten, entspricht.

Aus dieser Linientreppe können wir sehr leicht die Ogivenkurve erhalten, wenn wir die Mitte einer jeden horizontalen Treppenlinie markieren und die so markierten Punkte durch gerade Linien verbinden.

Die Ogivenkurve der Aufzählungsreihe der Varianten oder Variantenklassen ist ein sehr bequemes Mittel, um die Bedeutung des Hälftespielraums und des aus diesem abgeleiteten Quartils als Maß der Variabilität ad oculos zu demonstrieren. Es ist nämlich sehr leicht, mit Hilfe derselben die Viertelgrenzen q_1 und q_3 und die Mediane graphisch zu bestimmen. Um beispielsweise q_1 zu bestimmen, brauche ich bloß auf dem Punkte der Abszissenachse, welcher der Zahl $\frac{n}{4} = \frac{597}{4} = 149,25$ entspricht, eine Ordinate zu errichten (Fig. 73, S. 255). Wo diese Ordinate die Ogivenkurve schneidet, liegt der Punkt q_1 ¹⁾. Sein Wert wird ermittelt, wenn man von ihm aus eine Senkrechte auf die Ordinatenachse zieht, auf welcher wir die Klassenskala eingetragen haben. Man sieht dann leicht, daß die erste Viertelgrenze, in Flossenstrahleneinheiten ausgedrückt, ziemlich genau $\frac{1}{10}$ mehr als 48,5 beträgt, also ca. 48,6. Ebenso leicht bestimmen wir die Mediane und q_3 und wir überzeugen uns leicht, daß die Strecke der Kurve zwischen q_1 und q_3 , in welcher die Hälfte der ganzen Population liegt (der Hälftespielraum) diejenige ist, in welcher die Kurve am wenigsten steil und zugleich am gleichmäßigsten ansteigt. Die Hälfte aller Varianten weicht höchstens um 1,4 Einheiten nach der Plus- oder Minusseite hin von dem Mittelwert, der hier fast mit der Mediane zusammenfällt, ab. Der Hälftespielraum, auf der Ordinatenachse, welcher der halben Population entspricht, beträgt nur den fünften Teil der ganzen Variationsbreite.

Die auf Grund der Aufzählungskurve konstruierte Treppenkurve, zusammen

¹⁾ In der Figur 73 finden sich anstatt der Buchstaben q_1 und q_3 irrtümlich die Bezeichnungen 9_1 und 9_3 .

mit der zugehörigen Ogivenkurve und den den Viertelgrenzen entsprechenden Liniensystemen, bilden eine sehr demonstrative graphische Methode zur Veranschaulichung der Variabilität, die, ich möchte fast sagen, „leider“, nur sehr selten verwendet wird.

Ganz exakt gibt bei Ganzvarianten freilich von den vorstehenden graphischen Darstellungen nur die Treppenkurve die wirkliche Variabilität wieder. Die Ogiven geben nur approximative Darstellungen und die beiden in verschiedener Weise konstruierten Ogivenkurven der Figuren 73 und 74 decken sich auch nur annähernd.

XXIII. Der Typus der eingipfligen und symmetrischen oder annähernd symmetrischen Variationspolygone oder Frequenzkurven.

Die Ogiven- oder Aufzählungskurve ist ihrem Wesen nach asymmetrisch, und darin liegt vielleicht ein kleiner Defekt hinsichtlich ihrer Anschaulichkeit. Unser Auge unterscheidet Abweichungen von irgendeiner als Typus gewählten asymmetrischen Linie weniger leicht und deutlich, als Abweichungen von einer symmetrischen Linie. Eine solche symmetrische Linie, die wir als Typus wählen können, ist die Binomialkurve, die einer binomialen Verteilung der Varianten entspricht, wenn in der Binomialformel $(a + b)^n$ der Wert $a = b$ ist. Davon, daß die Variationsreihen fast immer eine mehr oder minder deutliche Annäherung an die symmetrische binomiale Verteilung der Klassenfrequenzen zeigen, haben wir oben ausführlich gesprochen. Die Art und das Maß der Abweichung von einer symmetrischen Binomialkurve werden nun sehr deutlich durch die Frequenzkurven demonstriert, die man auf Grund der Verteilung der Klassenfrequenzen einer empirischen Variationsreihe konstruiert. Diese Methode ist die allgemein übliche, wohl auch deshalb, weil die Beziehung auf die binomiale Verteilung eine noch weitergehende und exaktere biometrische Behandlung der Variation ermöglicht oder doch wesentlich erleichtert.

Auf S. 217 und 224 haben wir die fortlaufende Aufzählungsreihe einer fiktiven Population von 52 Ganzvarianten so aufgeführt, daß die Ganzvarianten fortlaufend numeriert wurden von 1 bis zu 52. In jeder Klasse wurden die Nummern der zugehörigen Varianten in einer Kolonne untereinander geschrieben. Wir wollen die Aufstellung, etwas anders angeordnet, nochmals reproduzieren und sie zur Erstellung unseres ersten Variationspolygons benutzen (Fig. 75). Wir tragen die Nummern auf kariertem Papier ein, um mit Leichtigkeit gleiche Distanzen zu erhalten, und rubrizieren die zu einer Klasse gehörenden Nummern über (anstatt wie auf S. 224 unter) der gemeinsamen, durch die äquidistanten Klassenwerte gebildeten Basis.

Es bekommt so jede Variante ihr besonderes rechteckiges Feldchen (Fig. 75). Die Rechtecke aller 52 Varianten sind gleich groß. Alle zusammen bedecken ein Areal, das unten durch die Abszissenachse begrenzt ist, auf der wir die Variantenklassen äquidistant eingetragen haben, und welches oben durch eine Treppelinie von links nach rechts etwas unregelmäßig aufsteigt, um dann von der höchsten Plattform wieder unregelmäßig hinunterzusteigen. (Schließlich kommt unten

rechts im vorliegenden Falle noch eine isolierte Treppenstufe vor, die wir nicht weiter berücksichtigen wollen. Sie kommt dadurch zustande, daß die Klasse 105 nicht vertreten ist. Hätte ich eine zahlreichere Population, anstatt 52 etwa 100 oder noch mehr Varianten, untersucht, so hätte ich höchstwahrscheinlich auch einen oder einzelne Vertreter dieser Variantenklasse aufgefunden.)

Den Umriß des ganzen Areals von 52 rechteckigen Feldchen nennen wir wiederum **Treppenvolygon** (Histogramm, PEARSON). Bezeichnen wir jedes Rechteckchen als eine Flächeneinheit, so besteht der Flächeninhalt des Trep-

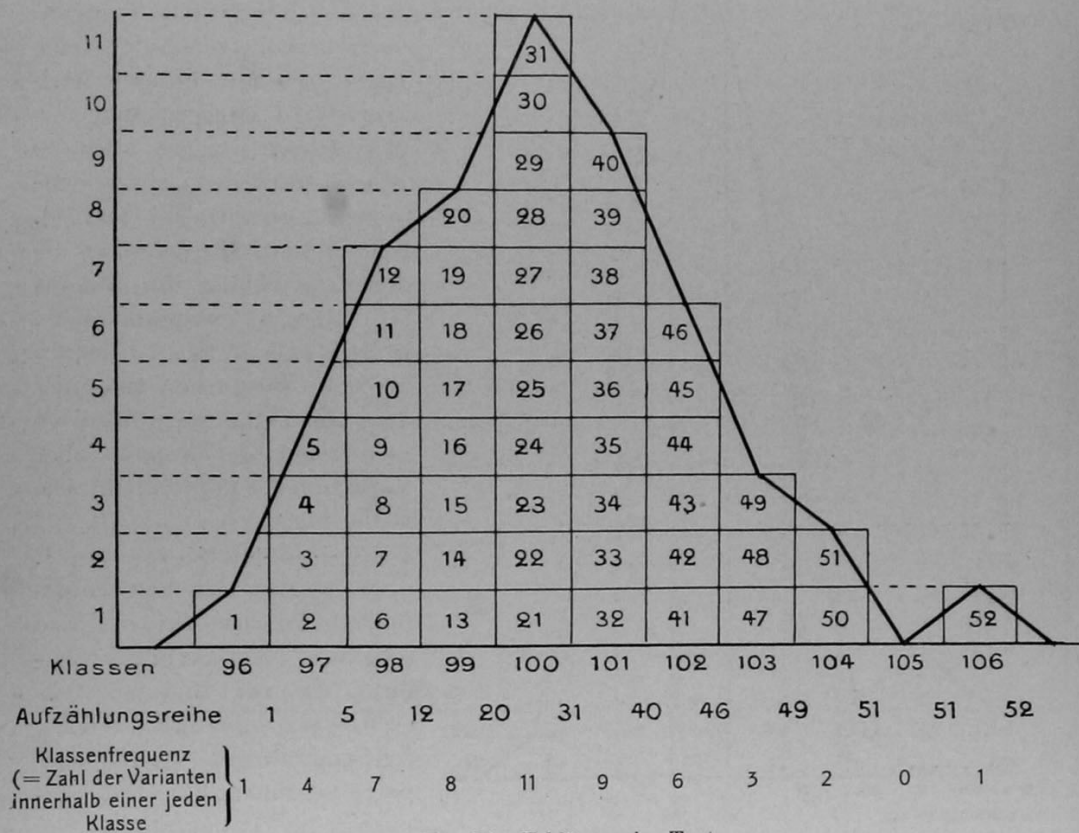


Fig. 75. Erklärung im Text.

penpolygons aus $n = 52$ Einheiten. Jede Variantenklasse besteht aus so vielen in einer einzigen Kolonne senkrecht übereinanderliegenden Einheiten, als ihre **Frequenz** beträgt. Das Areal einer jeden Klasse ist ein **Klassenrechteck**, dessen Flächeninhalt durch die Klassenfrequenz angegeben wird. Die Basis eines jeden Klassenrechteckes bildet eine Abszisseneinheit; die Höhe wird durch die Frequenz, in Ordinateneinheiten ausgedrückt, angegeben.

Dies ist wohl die elementarste Art, exakt den Begriff eines empirischen Treppenvolygons zu demonstrieren.

Wir können uns sehr leicht eine gleichmäßig symmetrisch auf- und absteigende Variationstreppe vorstellen und wir bekommen bei der Betrachtung

unseres eine empirische Variationsreihe darstellenden Treppenvorgons sofort einen zutreffenden Eindruck von dem Maße und der Art seiner Asymmetrie.

Es ist nun klar, daß es ganz überflüssig ist, die Nummern aller Varianten hinzuschreiben und alle 52 kleinen Rechtecke, welche die Einheiten des Areals bilden, zu zeichnen. Es genügt, daß wir die Klassenrechtecke errichten, deren

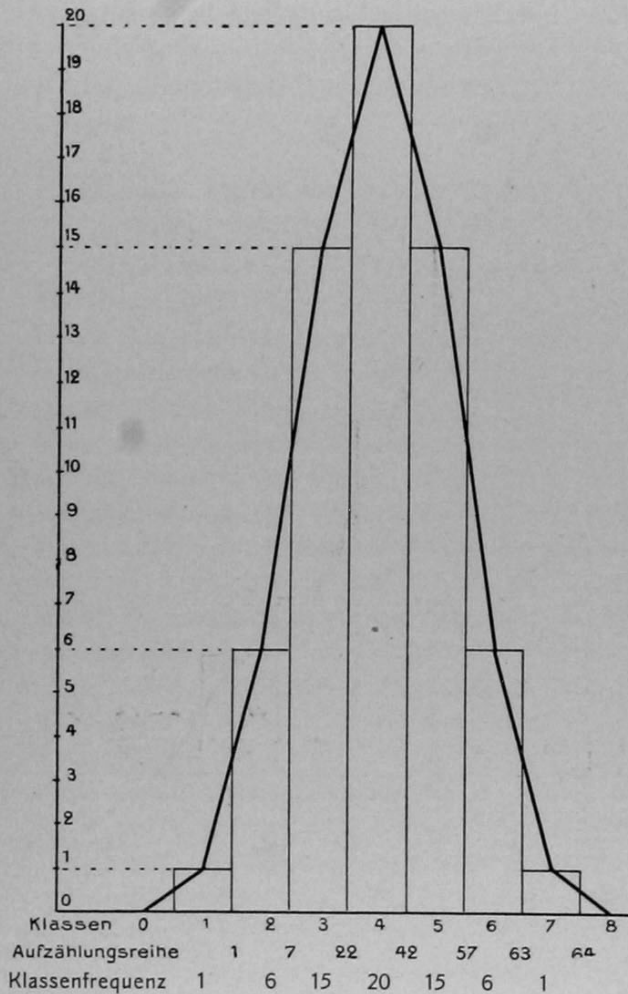


Fig. 76.

Treppenvorgon der binomialen Variantenreihe 1, 6, 15, 20, 15, 6, 1. Die Einheiten der Abszissen und Ordinaten sind gegenüber denjenigen der Fig. 75 auf $\frac{3}{4}$ reduziert.

Ordinates“) bezeichnen kann. Sie führt zur Bildung eines kurvenförmigen Frequenzpolygons. Das ist das gewöhnliche, allgemein gebräuchliche Variationspolygon, von manchen auch GALTON - K u r v e genannt. In Wirklichkeit handelt es sich um eine gebrochene Linie (daher der Name Polygon), deren einzelne Strecken gerade sind. Eine K u r v e erhält man erst, wenn man das Polygon durch krumme Linien abrundet.

Basis und deren Höhe, in Abszissen- und Ordinateneinheiten ausgedrückt, wir ja kennen. So wollen wir ein Treppenvorgon konstruieren für eine Reihe, die mit unserer Variationsreihe einigermaßen vergleichbar ist, in der aber die Klassenfrequenzen völlig symmetrisch verteilt sind (Fig. 76). Ich wähle die Zahlenreihe, die der Entwicklung des Binoms $(1 + 1)^6 = 64$ entspricht (siehe S. 241) und die aus 7 Gliedern besteht. Verglichen mit einer Variationsreihe wäre also $64 = n$ gleich der Summe aller Varianten der Population. Die Reihe lautet:

$$1 + 6 + 15 + 20 + 15 + 6 + 1.$$

Anstatt der hier vorgeführten Rechteckmethode (englisch: „Method of Rectangles“), die zur Bildung eines

Treppenvorgons (treppenförmiges Frequenzpolygon) führt, kann ich, zunächst für Populationen von Ganzvarianten, eine noch einfachere und übersichtlichere Methode verwenden, die man als die Ordinatenmethode (englisch: „Method of loaded

Bei Ganzvarianten haben alle Varianten einer Klasse genau die gleiche Zahl der biometrisch zu untersuchenden meristischen Merkmale (z. B. die gleiche Zahl von Flossenstrahlen, von Wirbeln, von Schuppen, von Drüsen usw.). Die Zahl der Merkmale wird dabei in g a n z e n Z a h l e n ausgedrückt. Es existiert also tatsächlich kein Klassenspielraum, sondern eine jede Klasse entspricht einem P u n k t e der Abszissenachse, und diese Punkte werden auf ihr äquidistant in gleichen Abständen aufgetragen. Zur Herstellung des Variationspolygons errichte ich nun auf jedem dieser äquidistanten P u n k t e auf der Abszissenachse eine Ordinate, deren Länge (Höhe) der Frequenz der betreffenden Klasse entspricht. Die Frequenz

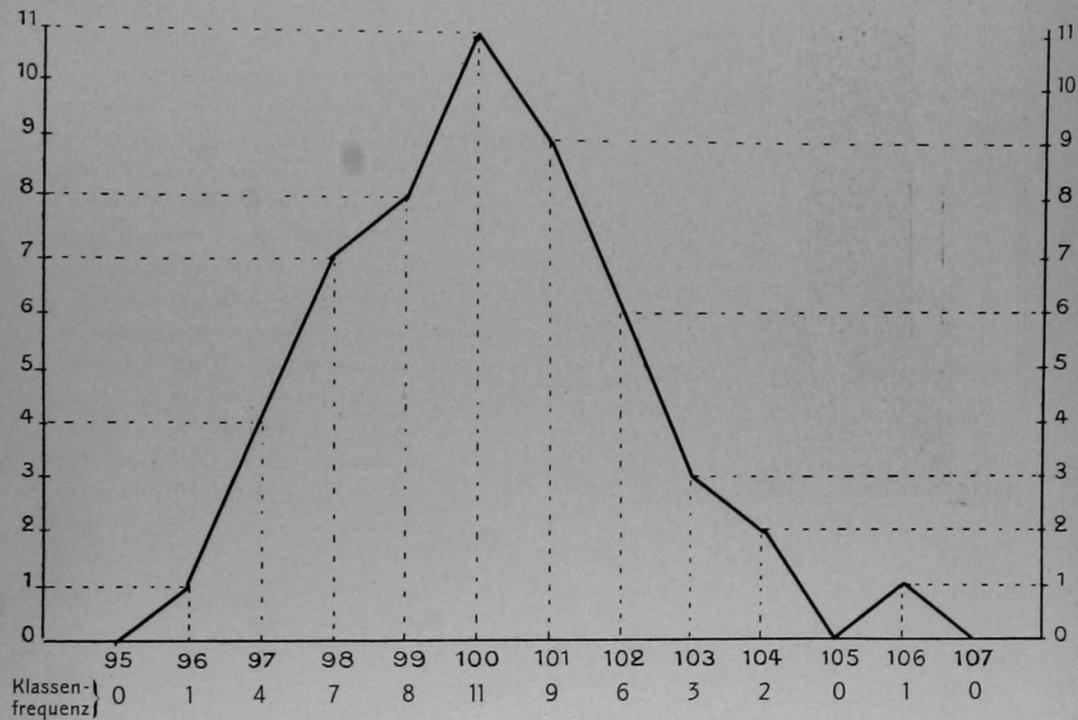


Fig. 77.

Vgl. Fig. 75, S. 259. Erklärung im Text.

wird selbstverständlich in Einheiten der Ordinatenachse ausgedrückt. Ich verbinde nun die oberen Endpunkte der Ordinaten durch gerade Linien und erhalte so das Variationspolygon, das ich, wenn ich will, durch Abrundung in eine kontinuierliche Variationskurve verwandeln kann. Wir wollen in der angegebenen Weise mit der Ordinatenmethode das gewöhnliche Variationspolygon für dieselbe fiktive Population konstruieren, für die wir oben (siehe Fig. 75) mit der Rechteckmethode das Treppenvolygon gebildet haben (Fig. 77).

Ein kurzer Augenblick der Überlegung genügt, um uns davon zu überzeugen, daß man mit der größten Leichtigkeit ein Treppenvolygon zur Konstruktion eines gewöhnlichen Variationspolygons verwenden kann und umgekehrt. Die Ordinaten

entsprechen genau den Klassenmitten, halbieren also die Breite der Klassenrechtecke (den Klassenspielraum). Ich habe also bloß den Mittelpunkt einer jeden Treppenstufe zu bestimmen und zu markieren. Diese Punkte entsprechen den

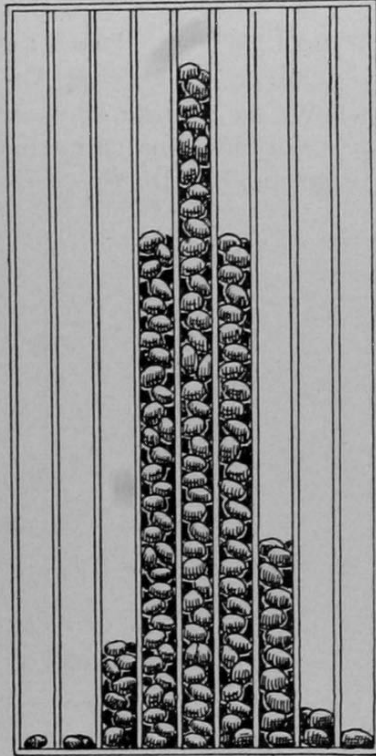


Fig. 78.

Variabilität der Länge einer gekauften Probe von 448 Bohnen. Natürliches Treppenpolygon nach DE VRIES.

freien Endpunkten der Klassenordinaten. Ich verbinde diese Punkte durch gerade Linien und erhalte auf diesem Umwege das gewöhnliche Variationspolygon, das ich vorhin direkt mit dem Ordinatenverfahren konstruiert hatte. Das umgekehrte Verfahren, ein gewöhnliches Variationspolygon in ein Treppenpolygon zu verwandeln, ergibt sich von selbst.

Die Ordinatenmethode ist der diskontinuierlichen Variation von Ganzvarianten am meisten adäquat, die Rechteckmethode der kontinuierlichen Variation mit künstlicher Klasseneinteilung.

Sehr hübsch demonstriert, wie wir hier wiederholen wollen (vgl. S. 14 u. 15), DE VRIES, indem er die annähernd binomiale Frequenzverteilung (nach dem QUÉTELETSchen Gesetz) der Längenmaße einer Bohnenpopulation veranschaulicht, zugleich auch das Zustandekommen einer Art natürlichen Treppenpolygons. Er kaufte ein Quantum Bohnen. Es waren 448. Er maß die Länge einer jeden dieser 448 Varianten und sah, daß er sie nach der Länge in 9 Klassen von je 1 mm Klassenspielraum verteilen konnte. Als niederste Klasse ergab sich die 8 mm-Klasse (Spielraum von 7,5 mm bis 8,5 mm), als höchste Klasse die 16 mm-Klasse (Spielraum 15,5 mm bis 16,5 mm).

Variationsreihe. Klassen (Länge

in mm)	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Frequenz	1	2	23	108	167	106	33	7	1

Nun teilte DE VRIES einen gläsernen Behälter in 9 untereinander gleiche, schmale und hohe Fächer ein (Fig. 78), entsprechend der Zahl der Variantenklassen. Die Figur zeigt die Anordnung dieser Fächer. In das erste Fach (von links nach rechts) legte er die einzige Variante (die einzige Bohne) der 8 mm-Klasse, in das zweite Fach die 2 Bohnen der 9 mm-Klasse, in das dritte Fach die 23 Bohnen der 10 mm-Klasse, in das vierte Fach die 108 Varianten der 11 mm-Klasse usw. Wir erhalten so in den 9 Fächern 9 den verschiedenen Klassenfrequenzen entsprechende Füllungs-niveaus, die zusammen ein ziemlich symmetrisch auf- und absteigendes Treppenpolygon bilden. Dieses Polygon ist freilich keine ganz korrekte Repräsentation der Klassenfrequenzen. Warum nicht? Die Antwort wird jeder leicht selbst geben können. Die Höhe der Klassenrechtecke (denen hier die Bohnenkolonnen in den verschiedenen Fächern entsprechen) in einem biometrisch exakt konstruierten

Treppenvolygon entspricht ausschließlich der *Z a h l* der Varianten (hier der Bohnen) und hat mit ihrer Größe, ihrem Volumen nichts zu tun. Da aber die Bohnen in den 9 Kolonnen von links nach rechts an Volumen zunehmen (und zwar nimmt nicht nur ihre Länge, sondern auch ihre Dicke zu), so werden die Bohnensäulen von links nach rechts fortschreitend höher, als sie bei einer exakten Darstellung sein sollten. Die *L ä n g e* der Varianten zu registrieren, ist Sache der *A b s z i s s e n - s k a l a*, die *F r e q u e n z* zahlenmäßig zu registrieren, Sache der *O r d i n a t e n - s k a l a*.

Ein ganz ähnliches binomiales Treppenvolygon, wie hier bei den Bohnen, konstruieren wir uns auch in Gedanken, wenn wir den verschiedenen Füllungs-
zustand der Fächer beim GALTONschen Schrotkugelnversuch (vgl. S. 245 u. ff., Fig. 71) betrachten. Hier ist die binomiale Verteilung, wie wir wissen, das Produkt des reinen Zufalls, das wir bei einer größeren Summe von Zufälligkeiten nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeitsrechnung immer und immer wieder erhalten. Wir verstehen wiederum, weshalb man die Binomialkurve, welche der aus dem Ausdruck $(1 + 1)^n$ entwickelten Reihe entspricht, auch als *Z u f a l l s -*
o d e r W a h r s c h e i n l i c h k e i t s k u r v e bezeichnet.

XXIV. Das theoretische symmetrische Binomialpolygon. (Ideale Variationskurve, Normalkurve, Gauss'sche Fehlerkurve usw.)

Die empirischen Variationspolygone oder Variationskurven sind recht mannigfaltiger Natur. Bald sind sie steiler, bald flacher, *h o c h g i p f e l i g* oder *t i e f g i p f e l i g*. Meist sind sie asymmetrisch, wobei der Grad ihrer *S c h i e f h e i t* sehr verschieden sein kann. Neben dem Hauptgipfel können kleinere *N e b e n g i p f e l* auftreten. Die Kurve kann zwei oder mehr annähernd gleich gut ausgebildete Gipfel aufweisen (*z w e i g i p f e l i g e*, *m e h r g i p f e l i g e K u r v e n*). Die Asymmetrie kann maximal sein, so daß die Kurve von dem Gipfel *e i n s e i t i g* (nach rechts oder links) abfällt.

Es ist selbstverständlich, daß die Biometriker bestrebt sind, Mittel und Wege zu finden, um die verschiedenen Kurven oder Polygone *m i t e i n a n d e r* und womöglich auch mit einer „Normalkurve“ vergleichen zu können. Da die meisten empirischen Variationskurven eine gewisse Ähnlichkeit mit Binomialkurven aufweisen, so lag es am nächsten, zu untersuchen, ob sich nach dieser Richtung bequeme und zuverlässige Methoden der Vergleichung ermitteln lassen. Die Biometriker haben gezeigt, daß dies in der Tat der Fall ist, aber zunächst nur für jene Variationskurven — es sind allerdings weitaus die häufigsten — die Variationsreihen entsprechen, bei welchen die Verteilung der Klassenfrequenzen um eine höchste Klassenfrequenz doch wenigstens einigermaßen symmetrisch ist. Mehrgipfelige, stark asymmetrische oder gar einseitige Variationskurven lassen sich nicht mit der theoretischen, symmetrischen Binomialkurve vergleichen.

Wir wollen zunächst in elementarster Weise verständlich zu machen versuchen, was man unter der theoretischen, symmetrischen Binomialkurve — sie wird auch als *i d e a l e V a r i a t i o n s k u r v e*, *W a h r s c h e i n l i c h -*

keitskurve, Normalkurve, GAUSS'sche Fehlerkurve bezeichnet — versteht.

Ausgangspunkt für die Konstruktion der Normalkurve, wie wir sie nennen wollen, ist die Binomialformel $(a + b)^n$ unter der Annahme, daß $a = b$ sei, woraus sich bei der Entwicklung eine symmetrische Reihe ergibt. Wir wollen auch den einfachsten Fall setzen, a sei $= 1$, dann ist auch $b = 1$ und wir haben die Formel $(1 + 1)^n$.

Entwickeln wir diese Formel für die niederen Potenzen, mit den Exponenten 1, 2, 3, 4, 5 usw., so erhalten wir die Reihen des PASCAL'schen Dreiecks, die uns schon wohlbekannt sind (siehe S. 241).

Eine jede dieser Binomialreihen läßt sich als eine theoretische Variationsreihe betrachten, z. B. als eine Reihe von Ganzvarianten. Die Glieder der Reihe

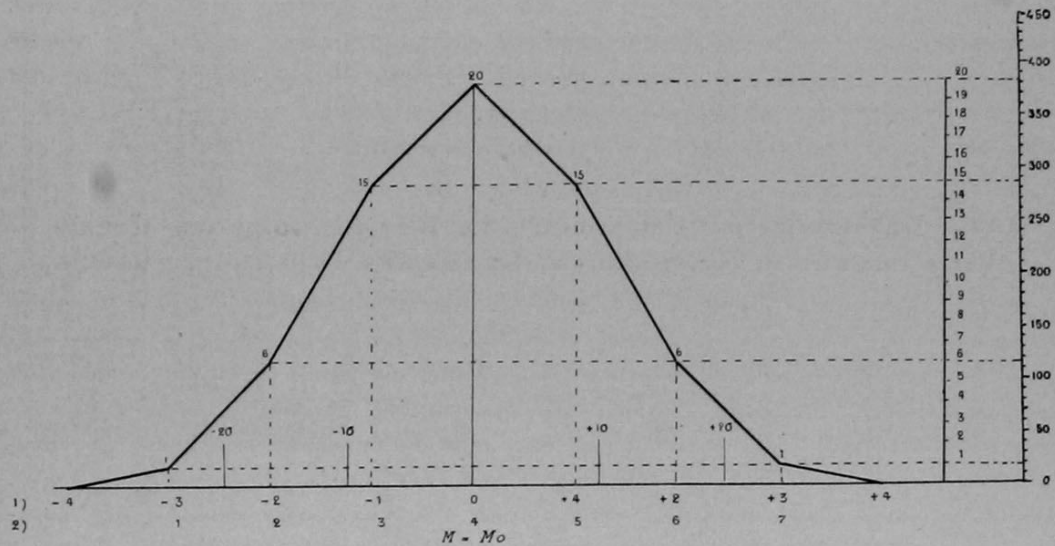


Fig. 79.

Variations- oder Frequenzpolygon der aus dem Binom $(1 + 1)^6$ entwickelten Reihe
 $1 + 6 + 15 + 20 + 15 + 6 + 1$.

erscheinen uns dann als Klassen von Ganzvarianten, und wir dürfen annehmen, daß die Klassen äquidistant seien. Die Klassendistanz betrachten wir als Einheit für die Einteilung der Abszissenachse. Diese Einheit können wir beliebig groß annehmen. Wir wählen sie so groß, daß die ganze Abszisse auf einem Blatt des Buches Platz findet. Der Wert der einzelnen Glieder der Binomialreihe gibt die Klassenfrequenz an. Wir errichten nun nach der Ordinatenmethode über jedem äquidistanten Punkte der Abszisse eine Ordinate und geben ihr die der Frequenz der betreffenden Klasse entsprechende Länge (Höhe). Wir können dabei die Länge der Einheiten der Abszissenskala ebenfalls beliebig wählen, sorgen aber dafür, daß die Kurve nicht zu steil und nicht zu flach wird. Die oberen Endpunkte verbinden wir jetzt durch gerade Linien und so bekommen wir ein symmetrisch binomiales Variationspolygon.

Fig. 79 zeigt uns das Variationspolygon, das dem entwickelten Binom $(1 + 1)^6$ entspricht. Die „Variationsreihe“ ist folgende:

Variatenklassen . . .	1	2	3	4	5	6	7
Frequenzen	1	6	15	20	15	6	1

Es finden sich 7 „Variatenklassen“, die „Variationsbreite“ beträgt sechs Einheiten, die Gesamtzahl n aller Variaten dieser „Population“ beträgt 64. Wir könnten leicht die Viertelgrenzen, das Quartil usw. bestimmen. Der Mittelwert M ist bei der völlig symmetrischen Verteilung ohne Berechnung gegeben, er beträgt 4. Es ist auch selbstverständlich, daß die Mediane (Med), d. h. die Grenze in der Reihe der Variatenklassen, diesseits welcher die erste Hälfte und jenseits welcher die zweite Hälfte der Population liegt, mit dem Mittelwert zusammenfällt.

Fig. 80 zeigt uns das Variationspolygon, das der entwickelten „Variationsreihe“ des Binoms $(1 + 1)^{10}$ entspricht. Wir haben hier 11 Variatenklassen bei

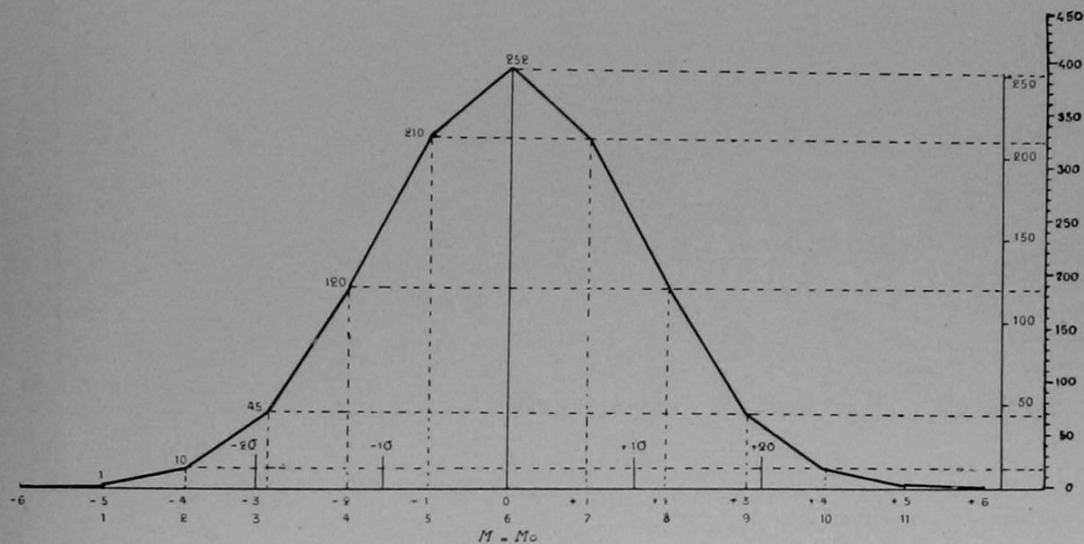


Fig. 80.

Variations- bzw. Frequenzpolygon der aus dem Binom $(1 + 1)^{10}$ entwickelten Reihe
 $1 + 10 + 45 + 120 + 210 + 252 + 210 + 120 + 45 + 10 + 1$.

einer Population von 1024 Varianten. Die Ecken und Seiten des Polygons haben sich um vier vermehrt: Das Polygon ist etwas „ausführlicher“, „detaillierter“ geworden.

Bei der Konstruktion des Polygons haben wir die Länge der Einheiten der Abszissenskala sowohl als der Ordinatenkala so gewählt, *daß die Dimensionen des $(1 + 1)^{10}$ Polygons denjenigen des $(1 + 1)^6$ Polygons so genau wie möglich entsprechen, wir haben die beiden Polygone so genau wie möglich zur Deckung gebracht. Mit anderen Worten will das heißen, wir haben sie un-

mittelbar vergleichbar gemacht. Wie man das anstellt, werden wir nun bald erfahren.

Fig. 81 zeigt uns das Polygon des Binomialausdruckes $(1 + 1)^{20}$. Die Variationsreihe besteht hier aus 21 Klassen und die Population aus 1 048 576 Varianten. Auch dieses $(1 + 1)^{20}$ Polygon haben wir so genau wie möglich mit den beiden vorhergehenden zur Deckung gebracht. Die Ordinaten sind einander beträchtlich näher gerückt, d. h. der Klassenabstand hat beträchtlich verkleinert werden müssen. Damit sind natürlich auch die Ecken des Polygons einander näher gerückt und das Polygon fängt an, im größten Teil seines Verlaufes eher das Aussehen einer Kurve, einer kontinuierlich krummen Linie zu bekommen. Dabei ist folgendes zu beachten. Die Mittelordinate über dem Punkt 11 (die Ordinate der

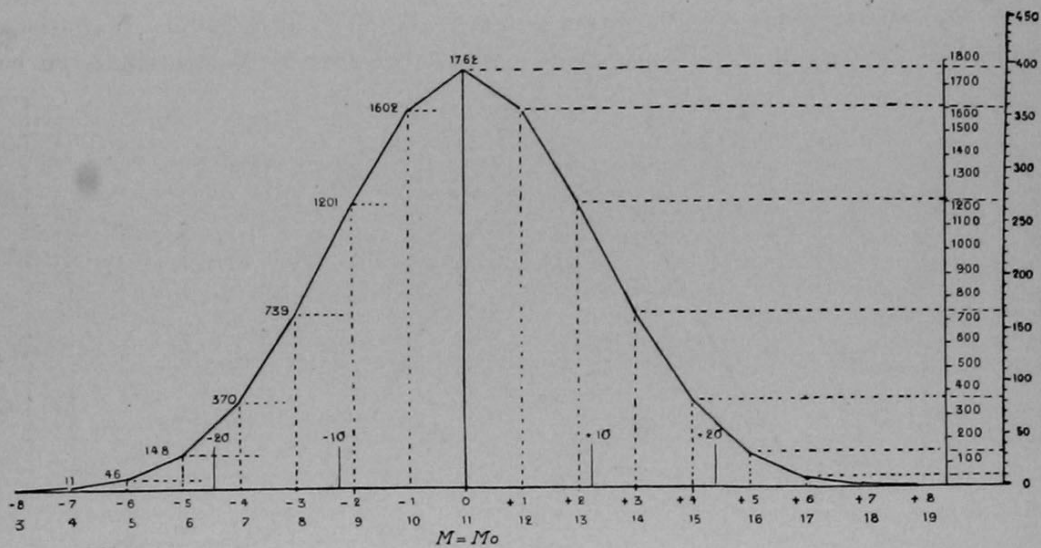


Fig. 81.

Variations- bzw. Frequenzpolygon der aus dem Binom $(1 + 1)^{20}$ entwickelten Reihe.

11. Variationsklasse) entspricht einer Frequenz von über 180 000 Varianten, d. h. Maßeinheiten. Auf unserer Figur hat die Mittelordinate eine Länge von ca. 54 mm. Es ist also unmöglich, diese Strecke in eine Skala von 180 000 Maßeinheiten einzuteilen. Wenn ich den Ordinateneinheiten bloß eine Länge von $\frac{1}{2}$ mm gebe, so kann ich doch nicht mehr als 108 Einheiten einzeichnen oder abtragen. 0,5 mm auf der Mittelordinate unserer Figur entsprechen also einer Frequenz von rund 1667 Varianten. Bei der ersten Variantenklasse 1 und der letzten Variantenklasse 2 beträgt die Frequenz 1. Die Länge dieser Ordinate bei dem zur Vergleichung des Polygons $(1 + 1)^{20}$ mit den Polygonen $(1 + 1)^6$ und $(1 + 1)^{10}$ notwendig gewählten verkleinerten Maßstab würde also 0,0003 mm betragen. Es ist also unmöglich, diese Ordinate abzumessen. Ich kann sie vernachlässigen und für die Zeichnung annehmen, ihre Länge sei gleich 0.

Die Variantenklassen 2 und 20 der Binomialreihe für $(1 + 1)^{20}$ haben die

Frequenz 20, was auf unserer Ordinatenkala einem Abstand von ungefähr 0,006 mm entsprechen würde, den ich auch nicht abtragen kann.

Erst bei den Klassen 5 und 17 wird die Frequenz so groß, daß sie, auf unseren Maßstab reduziert, auf der Ordinate abgemessen werden kann. Die Ordinate dieser Klassen bekommt dann eine Länge von nicht ganz 1,45 mm.

Wenn in unserer Darstellung des Variationspolygons $(1 + 1)^{20}$ die extremen Klassen 1, 2, 3, 19, 20 und 21 weggelassen worden sind, so erscheint das also durchaus gerechtfertigt.

Wenn wir nun dazu schreiten würden, das Variationspolygon für immer höhere Potenzen des Binomiums $(1 + 1)^n$ in gleicher Weise, den Variationspolygonen $(1 + 1)^6$, $(1 + 1)^{10}$, $(1 + 1)^{20}$ direkt vergleichbar, ihnen angepaßt, zu konstruieren, so würden selbstverständlich die maßgebenden Klassenordinaten immer

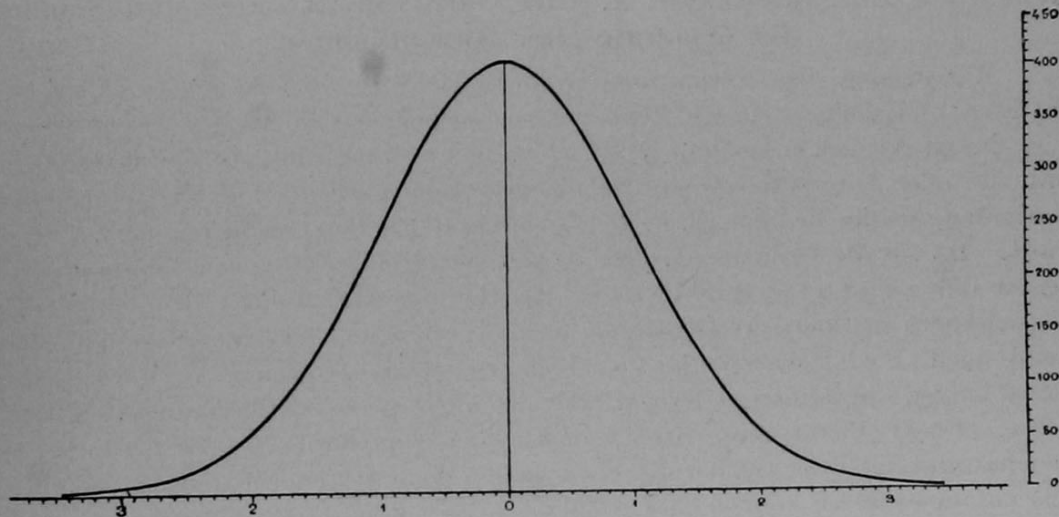


Fig. 82.

Die ideale Variationskurve = Normalkurve = Binomialkurve für $(1 + 1)^\infty$. Kurvenschema von JOHANNSEN (auf $\frac{3}{4}$ reduziert) zum graphischen Vergleich einer gegebenen Variationsreihe mit der „idealen“ Verteilung. Die Zahlen der Grundlinie geben die Lage des Mittelwertes $M (= 0)$, der Standardabweichungen $\pm \sigma$ (1), sowie $\pm 2 \sigma$ (2) und $\pm 3 \sigma$ (3) an.

zahlreicher und ihre Abstände voneinander immer kleiner werden, bis sie schließlich so nahe aneinanderrücken würden, daß man sie bei der Zeichnung, auch wenn man die sie repräsentierenden Linien noch so dünn und fein machte, nicht mehr auseinanderhalten könnte. Würde man dann ihre oberen Endpunkte miteinander verbinden, so würde die so entstehende Gesamtlinie immer weniger den Eindruck der unterbrochenen Linie eines Polygons und immer mehr den einer ununterbrochenen krummen Linie, einer Kurve¹⁾ machen. Schließlich würde man das Bild der idealen Variationskurve, der Normalkurve (Fig. 82) erhalten, die man definieren kann als ein sym-

¹⁾ In der Mathematik wird allerdings auch die gerade Linie als eine Kurve aufgefaßt. Sie stellt einen besonderen Fall der Kurve dar. Man kann dann diese gerade Kurve den krummen Kurven gegenüberstellen.

metrisches Variationspolygon $(1 + 1)^\infty$. Das Zeichen ∞ bedeutet: unendlich. Das würde heißen: Die Klassenordinaten sind einander unendlich nahe gerückt, sie sind unendlich zahlreich, die Seiten des Variationspolygons sind unendlich kurz.

C. Die neueren Berechnungsmethoden des Variationsmaßes (Pearson). Die Standardabweichung.

XXV. Gipfelordinate. Schwerpunktsordinate. Mittelwert M und Mode Mo . Plus- und Minusabweichungen a vom Mittelwert M , a von einem beliebigen Ausgangspunkte A . Der Satz von der kleinsten Summe der Quadrate aller Abweichungen.

Wir müssen diese bedeutsame Kurve (die Normalkurve) etwas näher betrachten und einige wichtige Eigenschaften derselben eindringlich hervorheben.

Es ist uns schon bekannt, daß sie symmetrisch ist, und daß die Symmetriordinate oder Mittelordinate auf der Abszissenachse sowohl den Mittelwert aller Varianten, als die Mediane, d. h. die 2. Viertelsgrenze der Gesamtpopulation markiert. Da sie die Ordinate der Klasse mit der größten Frequenz repräsentiert, ist sie die längste Ordinate. Da ihr oberer Endpunkt den Gipfel der Normalkurve markiert, kann man sie auch Gipfelordinate nennen. Sie heißt auch Schwerpunktsordinate der Normalkurve, eine Bezeichnung, die keiner weiteren Erklärung bedarf. Sie halbiert die Abszissenachse. Dieser Punkt, der Fußpunkt der Gipfelordinate, wird Mode¹⁾ genannt und mit dem Symbol Mo bezeichnet. Mode Mo und Mittelwert M fallen hier zusammen. Wir können diese Stelle auch als 0-Punkt bezeichnen, um welchen die Variantenklassen symmetrisch gruppiert sind, rechts die positiv abweichenden Klassen der Plusvarianten, links die negativ abweichenden Klassen der Minusvarianten.

Es gehört, wie schon früher bemerkt, zum Begriff des Mittelwertes, daß die Summe aller Abweichungen von ihm gleich 0 ist. Bei einer symmetrischen Binomialkurve ist das ja unmittelbar ersichtlich, indem sich ja alle symmetrisch gruppierten Plus- und Minuswerte gegenseitig aufheben.

Würde man aber die Quadrate der Plus- und Minusabweichungen zusammenzählen, so würde man unter allen Umständen eine positive Summe erhalten. Denn es haben ja auch die Quadrate negativer Größen ein positives Vorzeichen.

Eine weitere ganz allgemeine Eigenschaft des Mittelwertes, die also für den Mittelwert irgendeiner Population, irgendeiner Variationsreihe gilt, ist die, daß die Summe der Quadrate aller Plus- und Mi-

¹⁾ Die Bezeichnung Mode für den Fußpunkt der Gipfelordinate, welche ja die Klasse mit der größten Frequenz repräsentiert, erklärt sich von selbst. Die betreffende Klasse, ihr Wert, ihr auszeichnendes Merkmal, sind von der Population bevorzugt, sie sind am beliebtesten, sie sind in der Mode.

nusabweichungen unter allen Umständen kleiner ist, als die Summe der Quadrate aller Plus- und Minusabweichungen, die man erhalten würde, wenn man die Abweichungen von irgendeinem anderen als dem Mittelwerte aus berechnen würde. Kurz ausgedrückt sagt man, daß die Quadratsumme aller Abweichungen vom Mittelwert aus berechnet die kleinste ist.

Ein Beispiel zur Illustration dieses Satzes für eine symmetrische Reihe:

	M						
Variantenklassen	1	2	3	4	5	6	7
Frequenz $(1+1)^6$	1	6	15	20	15	6	1
Abweichungen (a) von M	-3	-2	-1	0	+1	+2	+3
Quadrate der Abweichungen (a^2)	+9	+4	+1	0	+1	+4	+9
Multipliziert mit der Frequenz (pa^2)	9	+24	+15	0	+15	+24	+9

Summe der Quadrate aller Abweichungen von $M = \Sigma pa^2 = +96$.

Wir wollen jetzt die Abweichungen anstatt vom Mittelwert M von irgendeinem anderen Wert aus berechnen, z. B. vom Wert 3 aus (Klasse 3). Diesen Ausgangspunkt nennen wir A . Wir erhalten dann folgende Aufstellung:

	A						
Variantenklassen	1	2	3	4	5	6	7
Frequenz p	1	6	15	20	15	6	1
Abweichungen (a) von A	-2	-1	0	+1	+2	+3	+4
Quadrate dieser Abweichungen (a^2)	+4	+1	0	+1	+4	+9	+16
Multipliziert mit der Frequenz (pa^2)	+4	+6	+0	+20	+60	+54	+16

Summe der Quadrate aller Abweichungen von $A = \Sigma pa^2 = 160$.

Wir wollen jetzt aber noch eine asymmetrische Variationsreihe zur Veranschaulichung wählen, bei der ebenfalls der Mittelwert mit der Mittelklasse zusammenfällt:

	M						
Variantenklassen	1	2	3	4	5	6	7
Frequenz (p)	1	16	26	40	34	8	3
Abweichungen (a) von M	-3	-2	-1	0	+1	+2	+3
Quadrate dieser Abweichungen (a^2)	+9	+4	+1	0	+1	+4	+9
Multipliziert mit der Frequenz (pa^2)	+9	+64	+26	0	+34	+32	+27

Summe der Quadrate aller Abweichungen von $M = \Sigma pa^2 = 192$.

Wählen wir irgendeinen anderen Ausgangspunkt A für die Berechnung der Abweichungen, z. B. die Klasse 6, so erhalten wir folgende Aufstellung:

	A						
Variantenklassen	1	2	3	4	5	6	7
Frequenz	1	16	26	40	34	8	3
Abweichungen (a) von A	-5	-4	-3	-2	-1	0	+1
Quadrate dieser Abweichungen (a^2)	+25	+16	+9	+4	+1	0	+1
Multipliziert mit der Frequenz (pa^2)	+25	+256	+234	+160	+34	+0	+3

Quadratsumme aller Abweichungen von $A = \Sigma pa^2 = 712$.

Der Satz, daß die Quadratsumme aller Abweichungen dann am geringsten ist, wenn man die Abweichungen vom Mittelwert aus berechnet, spielt eine wichtige Rolle in der Wahrscheinlichkeitsrechnung und speziell auch bei der Ermittlung der Formel für die gleich zu besprechende Standardabweichung, welche als das zuverlässigste Maß der Variabilität gilt. Die Mathematiker sprechen von der Methode der kleinsten Quadrate.

In unseren obigen Aufstellungen haben wir neue Zeichen eingeführt, die wir noch besonders hervorheben wollen, da wir sie im folgenden vielfach gebrauchen werden. Klein a bedeutet die Abweichung einer Variante oder Variantenklasse vom Mittelwerte $M = 0$ aus gemessen. Sie wird in Klassenabständen als Maßeinheiten ausgedrückt. So beträgt beispielsweise die Abweichung a der letzten, 7. Variantenklasse, in der dem Binom $(1 + 1)^6$ entsprechenden Variationsreihe $+ 3 \times 1$ Klassenabstände.

Ich kann irgendeine andere Klasse mit einem anderen Wert als Ausgangspunkt wählen und bezeichne dann diesen freigewählten Punkt mit A und die Abweichungen von A mit a .

Man erhält die wirkliche Abweichung einer Klasse oder einer Variante vom Mittelwert M oder vom sonst gewählten Ausgangspunkt A , indem man a resp. a mit dem Wert des Klassenabstandes resp. des Klassenspielraums multipliziert.

Bei unseren Binomialreihen ist der Wert des Klassenabstandes überall 1 und die Rechnung macht sich einfach.

Vielfach aber ist es vorteilhaft und in manchen Fällen ist man gezwungen, größere Klassen zu schaffen. Ein uns schon bekanntes Beispiel: Zur Klassifikation meiner Steinchenpopulation von 975 Varianten, die ich auf ihre Länge untersuchte, habe ich (S. 231) zuerst 1 mm-Klassen eingerichtet. Ich erhielt 33 äquidistante Klassen mit 1 mm Spielraum. Die Klassengrenzen sind hier offenbar zu eng angenommen. Es finden sich „leere“ Klassen in der Reihe. Die Konstruktion des Treppenvpolygons — ich müßte 33 Klassenrechtecke errichten — wäre etwas umständlich. Ich habe deshalb die 1 mm-Klassen paarweise zu 2 mm-Klassen vereinigt (S. 233), sodann sogar je zu dreien in 3 mm-Klassen (S. 236) vereinigt. Will ich nun die wirkliche Abweichung a (vom Mittelwert M) oder die Abweichung a (von der freigewählten Ausgangsklasse A) in mm angeben, so muß ich a resp. a bei den Zweierklassen mit 2, bei den Dreierklassen mit 3 multiplizieren. So z. B. haben wir als Ausgangsklasse A bei den 3 mm-Klassen unserer Kiespopulation die 19 mm-Klasse gewählt. Die Abweichung a der 4 mm-Klasse von A beträgt 5 Klassenspielräume. Der Klassenspielraum ist hier 3 mm. Wir müssen also 5 mit 3 multiplizieren, um die wirkliche, absolute Abweichung der 4 mm-Klasse von A in mm anzugeben. Die Abweichung a der Klasse 4 beträgt also 15 mm.

XXVI. Die Standardabweichung σ (Hauptabweichung, Streuung, Variabilitätsindex), das zuverlässigste Maß der Variabilität.

Wir betrachten nun den Verlauf unserer Normalkurve (Fig. 82, S. 267), die dem Binomium $(1 + 1)^n$ entspricht, wobei n als eine sehr große Zahl oder als ∞ angenommen wird, und konstatieren folgende wichtige Eigenschaften der-

selben. Die Kurve zerfällt mit Bezug auf die Art der Begrenzung des von ihr eingefassten Areal in 3 Strecken. Die mittlere Strecke ist gegen das Areal zu konkav, die beiden seitlichen Strecken konvex. Rechts und links muß ein mathematisch bestimmbarer Punkt existieren, wo die zentrale Konkavität in die laterale Konvexität übergeht. Diese Wendepunkte, auf die Abszissenachse projiziert, bezeichnen die **Standardabweichung, Hauptabweichung oder Streuung**, den halben Parameter der Kurve. Mit dem 3. Wendepunkt, dem Gipfelpunkt, wo das Aufsteigen der Kurve aufhört und das Absteigen anfängt, bilden sie die drei Kardinalpunkte der Normalkurve, die, wie wir sofort hinzufügen wollen, auch an jeder anderen, annähernd eine binomiale Verteilung repräsentierenden Kurve zu beobachten sind.

Werfen wir unsern Blick anstatt auf die ausgeglichene Binomialkurve, welche einer hohen Potenz des Binoms $(1 + 1)^n$ entspricht, auf die Binomialpolygone, z. B. auf diejenigen, die in Fig. 79, 80 und 81 (S. 264—266) für die Binome $(1 + 1)^6$, $(1 + 1)^{10}$ und $(1 + 1)^{20}$ dargestellt sind, so können wir mit DUNCKER die Verhältnisse der Binomialpolygone und der sich ihnen annähernden empirischen, sogenannten monotypischen Polygone so darstellen, daß wir sagen, alle nahe ihrer Mitte gelegenen Konturwinkel springen mit ihren Scheitelpunkten aus ihrer Fläche heraus, alle beiderseits mehr extrem gelegenen in die Fläche der Variationspolygone hinein. Wir wollen hier sofort auch bemerken, daß DUNCKER die zu den ausspringenden Konturwinkeln (d. h. zum Standardabweichungsareal des Polygons) gehörigen Varianten als typische von den zu den einspringenden gehörigen atypischen Plus- und Minus- (hyper- und hypotypischen) Varianten unterscheidet und damit auch seinerseits die Bedeutung der Standardabweichung als Kriterium des Maßes der Variabilität anerkennt.

Das Zeichen für die Standardabweichung ist σ (der kleine griechische Buchstabe Sigma).

Die Formel für die Standardabweichung — sie trägt sowohl das Plus- wie das Minusvorzeichen, da der eine Standardpunkt eine Minus-, der andere eine Plusabweichung vom Mittelwert M (dem Nullpunkt) darstellt — lautet $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum p a^2}{n}}$

oder etwas anders geschrieben $\pm \sqrt{\frac{\sum (a^2)}{n}}$. Zur Erläuterung wiederholen wir:

$\sqrt{}$ ist das Zeichen für die Quadratwurzel,

Σ (der große griechische Buchstabe für S = Sigma) ist das Summations- oder Additionszeichen,

p bedeutet die Frequenz einer Klasse, die Zahl der Varianten, die in einer Klasse vorkommen,

a (der kleine griechische Buchstabe $a = \text{alpha}$) bedeutet die Abweichung einer Klasse vom Mittelwert M ,

a^2 ist die zweite Potenz von alpha, alpha im Quadrat.

n ist die Gesamtzahl aller Varianten der untersuchten Population.

Wie die Mathematiker diese Formel abgeleitet haben, wollen wir nicht darlegen. Wir haben es nur mit ihrer biometrischen Bedeutung und Anwendung zu tun.

Ein Bestandteil der Formel ist uns schon wohlbekannt, nämlich der Ausdruck Σpa^2 . Er bedeutet die Summe (Σ) der Quadrate aller Abweichungen (a^2) von M , dem Mittelwert, oder unmißverständlicher gesagt die Summe der Quadrate der Abweichungen sämtlicher Varianten vom Mittelwert. Die Summe der Individuen, welche eine und dieselbe Abweichung haben, die Summe aller Klassengenossen heißt p . Es ist klar, daß ich für alle Klassengenossen p , da sie die gleiche Abweichung haben, das Quadrat nur einmal zu berechnen brauche. Nachher multipliziere ich es mit p . Zähle ich sämtliche p , sämtliche Klassenfrequenzen, zusammen, so erhalte ich die Gesamtfrequenz der Population; zähle ich alle pa^2 zusammen, Σpa^2 , so erhalte ich die Quadratsumme aller Abweichungen vom Mittelwert.

Anstatt Σpa^2 schreiben, wie schon gesagt, viele Biometriker $\Sigma(a^2)$, wobei also das Zeichen p (Klassenfrequenz) durch die Klammer um a^2 ersetzt ist. Diese Klammer soll also einfach sagen, daß sämtliche a^2 aller Klassen addiert (Σ) werden müssen.

Dividiere ich Σpa^2 , die Quadratsumme aller Abweichungen vom Mittelwert, durch n , die Gesamtzahl aller Varianten, also $\frac{\Sigma pa^2}{n}$, so erhalte ich offenbar ein arithmetisches Mittel, einen Durchschnittswert, nämlich das mittlere Quadrat, das Durchschnittsquadrat der Abweichungen vom Mittelwert. Der Standardwert ist also gleich $+$ oder $-$ der Quadratwurzel aus dem Durchschnittsquadrat aller Abweichungen vom Mittelwert, d. h. $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma pa^2}{n}}$.

Ist $\frac{\Sigma pa^2}{n}$ das mittlere Quadrat der Abweichungen von M , so ist $\frac{\Sigma pa}{n}$ die mittlere Abweichung von M selbst. Da aber Σpa , die Summe sämtlicher Abweichungen von $M = 0$ ist (siehe oben), so ist auch $\frac{\Sigma pa}{n} = 0$. Soll $\frac{\Sigma pa}{n}$ den gewünschten Sinn bekommen, so muß man das Vorzeichen der Variantenklassen vernachlässigen.

Allgemein halten die Biometriker die Standardabweichung für das beste Maß der Variabilität, für besser als das Quartil. Wir wollen und müssen ihnen auf das Wort glauben. Das eine ist jedenfalls leicht einzusehen, daß auf den Wert σ alle Varianten, auch die extremen, Einfluß haben, und zwar ist ja geradezu charakteristisch, daß die Varianten relativ um so mehr Einfluß bekommen, je mehr sie vom Mittelwert abweichen und dabei gleichzeitig seltener werden. Denn die Quadrate der Abweichungen werden ja relativ größer, je größer die Abweichungen selbst

Wir sind hier zum erstenmal in die Lage gekommen, die Quadratwurzel auszuziehen. Da diese Operation bei der Berechnung der Standardabweichung regelmäßig wiederkehrt und nach dem elementaren Verfahren bei den empirischen Variationsreihen fast immer umständlich ist, benutzt man Tabellen, welche die Quadratwurzeln für ganze Zahlen (Radikanden) von 1 bis zu 1000 oder 10 000 oder noch höheren Ziffern schon ausgerechnet enthalten. Im Anhang findet sich eine solche Tabelle, welche die Quadratwurzeln (bis auf 7 Dezimalstellen) ausgerechnet für die Zahlen 1 bis 1000 enthält. Die Wurzeln aus gebrochenen Zahlen sind ebenfalls in der Tabelle leicht zu finden, nach folgendem Rezept. Haben wir es mit einer gebrochenen Zahl mit einer oder zwei Dezimalstellen zu tun, so multiplizieren wir diese Zahl mit 100, um ganze Zahlen zu erhalten. Wir suchen sodann von dem gewonnenen ganzzahligen Produkt die Quadratwurzel und dividieren diese durch 10.

Haben wir die Quadratwurzel aus einer gebrochenen Zahl mit 3 oder 4 Dezimalstellen zu suchen (Zahlen mit mehr Dezimalstellen kommen praktisch nicht in Betracht), so multiplizieren wir zunächst den Radicandus mit 10 000, suchen in der Tabelle die Quadratwurzel des gewonnenen ganzzahligen Produktes und dividieren die gewonnene Zahl durch 100. Hier einige Beispiele:

$\sqrt{0,5}$	0,5	$\times 100$	= 50	$\sqrt{50}$	nach Tabelle = 7,071.	Dividiert durch 10 = 0,7071
$\sqrt{0,2}$	0,2	$\times 100$	= 20	$\sqrt{20}$	„ „ = 4,472.	„ „ 10 = 0,4472
$\sqrt{4,7}$	4,7	$\times 100$	= 470	$\sqrt{470}$	„ „ = 21,679.	„ „ 10 = 2,1679
$\sqrt{0,09}$	0,09	$\times 100$	= 9	$\sqrt{9}$	„ „ = 3,000.	„ „ 10 = 0,3000
$\sqrt{6,03}$	6,03	$\times 100$	= 603	$\sqrt{603}$	„ „ = 24,556.	„ „ 10 = 2,4556
$\sqrt{0,004}$	0,004	$\times 10000$	= 40	$\sqrt{40}$	„ „ = 6,325.	„ „ 100 = 0,0633
$\sqrt{0,009}$	0,009	$\times 10000$	= 90	$\sqrt{90}$	„ „ = 9,487.	„ „ 100 = 0,0949
$\sqrt{0,0009}$	0,0009	$\times 10000$	= 9	$\sqrt{9}$	„ „ = 3,000.	„ „ 100 = 0,0300
$\sqrt{0,3456}$	0,3456	$\times 10000$	= 3456	$\sqrt{3456}$	„ „ = 58,788.	„ „ 100 = 0,5879

Zur Berechnung der Quadratwurzeln aus ganzen Zahlen über 1000 und gebrochenen Zahlen mit mehr als vier Dezimalstellen verwendet man bequem die Logarithmen nach der Formel

$$x = \sqrt[3]{a}$$

$$\log x = \frac{1}{2} \log a.$$

Im Anhang findet sich eine praktische Anleitung zur Benutzung der Logarithmen für die Wurzelauszug (Radizierung).

Zweites Beispiel. Wir suchen jetzt die Standardabweichung für die dem Binomium $(1 + 1)^4$ entsprechende Variationsreihe, für welche die Gesamtzahl der Varianten $(n) = 16$ ist. Die Mittelklasse 3 repräsentiert den Mittelwert M .

	M				
Variatenklassen	1	2	3	4	5
Frequenz	1	4	6	4	1
Abweichungen (a) von M , \pm	1	2			
Frequenz, positive Varianten		4	1		
„ negative Varianten		4	1		
Summe für jede Abweichung		8	2		
Multipliziert mit a^2 , d. h. mit		1	4		
Gibt folgende Produkte pa^2		8	8		
Die Summe dieser Produkte $\Sigma pa^2 = 16$					
Dividiert durch n ergibt $\frac{\Sigma pa^2}{n} = \frac{16}{16} = 1$					

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma pa^2}{n}} = \pm \sqrt{1} = 1$$

Drittes Beispiel. Und nun die Standardabweichung für die dem Binomium $(1 + 1)^6$ entsprechende Variationsreihe, für welche die Gesamtzahl der Varianten $n = 64$ ist. Die Mittelklasse 4 repräsentiert den Mittelwert M .

Variantenklassen . . .	1	2	3	^M 4	5	6	7
Frequenz	1	6	15	20	15	6	1
Abweichungen (a) von $M \pm$			1	2	3		
Frequenz, positive Varianten			15	6	1		
Frequenz, negative Varianten			15	6	1		
Summe (p) für jede Abweichung . .			30	12	2		
Multipliziert mit a^2 , d. h. mit . . .			1	4	9		
Gibt folgende Produkte pa^2			30	48	18		
Die Summe dieser Produkte $\Sigma pa^2 =$			96				

$$\frac{\Sigma pa^2}{n} = \frac{96}{64} = \frac{6}{4}$$

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma pa^2}{n}} = \pm \sqrt{\frac{6}{4}} = \pm \sqrt{1,5} = \pm 1,2247$$

Wir wollen vorläufig in den Berechnungen nicht weitergehen, sondern zunächst einige der gewonnenen Ausdrücke zusammenstellen und dann vergleichen.

Wir hatten u. a. für $(1 + 1)^2$ als Standardabweichung erhalten $\sigma = \pm \sqrt{\frac{2}{4}}$
für $(1 + 1)^4$ „ „ „ „ $\sigma = \pm \sqrt{\frac{4}{4}}$
für $(1 + 1)^6$ „ „ „ „ $\sigma = \pm \sqrt{\frac{6}{4}}$
in der gleichen Weise be-
rechnet, würden wir für $(1 + 1)^8$ „ „ „ „ $\sigma = \pm \sqrt{\frac{8}{4}}$
für $(1 + 1)^{10}$ „ „ „ „ $\sigma = \pm \sqrt{\frac{10}{4}}$

und wir merken jetzt sofort, daß für das Binomium $(1 + 1)^n$ ganz allgemein die besondere Formel $\sigma = \pm \sqrt{\frac{n}{4}}$ Gültigkeit hat, was ja die Berechnung ungemein erleichtert. Vielleicht ist es nicht ganz unnötig, hervorzuheben, daß in dieser Formel n nicht etwa die Gesamtzahl der Varianten, sondern den Exponenten des Binomiums $(1 + 1)^n$ bedeutet.

Wir rechnen nun schnell noch nach dieser einfachen Formel den Betrag der Standardabweichung für die den Binomen $(1 + 1)^{10}$ und $(1 + 1)^{20}$ entsprechende Variationsreihe aus und finden

$$\begin{aligned} \text{für die erstere } \sigma &= \pm \sqrt{\frac{10}{4}} = \pm \sqrt{2,5} = 1,5811 \\ \text{und für die letztere } \sigma &= \pm \sqrt{\frac{20}{4}} = \pm \sqrt{5} = 2,2361 \end{aligned}$$

Wir können jetzt dazu schreiten, die gewonnenen Ergebnisse graphisch zu verwerten.

Wir haben z. B. das Variationspolygon für die dem Binom $(1 + 1)^6$ entsprechende Variationsreihe konstruiert (siehe Fig. 79, S. 264). Nun haben wir die Standardabweichung σ für diese Reihe zu 1,2247 berechnet. Die Einheiten sind

auf der Abszissenachse markiert und über jedem solchen Punkte ist eine Klassenordinate errichtet. Es dürfte nun nicht schwer fallen, ungefähr den $+$ -Punkt und den $-$ -Punkt der Standardabweichung zu markieren, die etwas mehr als 1,2 Einheiten entsprechen. Eine genauere zeichnerische Verwertung der sehr genau berechneten Standardabweichung ist wegen der geringen Größe des Polygons nicht möglich. Wir sehen, daß es ganz unnütz ist, für die graphische Darstellung die Standardabweichung genauer als etwa mit zwei Dezimalstellen anzugeben. Auf den Standardabweichungspunkten der Abszissenachse errichten wir nun je eine „Standardabweichungsordinate“ und ziehen sie hinauf bis zum Variationspolygon, wo sie den Standardabweichungspunkt dieses letzteren angibt. Der von den beiden Standardabweichungsordinaten eingefasste Bezirk der Gesamtfläche des Variationspolygons ist das Standardabweichungsareal¹⁾.

Für die aus dem Binom $(1 + 1)^{10}$ entwickelte Variationsreihe fanden wir die Standardabweichung gleich 1,58. In unserem diese Reihe repräsentierenden Variationspolygon (Fig. 80, S. 265) ist diese Standardentfernung von M ebenfalls, sowohl auf der Plus- als auf der Minusseite der Abszissenachse angegeben und über jedem dieser beiden Punkte die Standardabweichungsordinate angedeutet (1σ). — In ähnlicher Weise haben wir die Standardabweichungspunkte ($\pm 2,24$) und die entsprechenden Ordinaten in das Variationspolygon $(1 + 1)^{20}$ eingezeichnet (Fig. 81, S. 266). Auch in der idealen Variationskurve, der Normalkurve (Fig. 82, S. 267) finden wir diese Eintragungen nach den Ermittlungen der Mathematiker. Hier ist jetzt auf der Kurve jederseits durch ihren Standardabweichungspunkt die Stelle, der Kardinalpunkt, leicht ganz genau zu finden, wo der nach unten konkave zentrale Teil der Kurve in den konvexen lateralen übergeht. Der konkave Teil der Kurve ist die Bedachungslinie des Standardabweichungsareals.

XXVIII. Berechnung der Standardabweichung σ empirischer Variationsreihen mit annähernd binomialer Verteilung der Varianten, d. h. mit „monotypischer Variation“ nach der Formel

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum p a^2}{n}} \quad \text{bzw.} \quad \sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum p a^2}{n-1}}.$$

Wir wählen die S. 239 erwähnte PETERSENsche Variationsreihe, die sich auf die Zahl der Flossenstrahlen in der Schwanzflosse einer Population von 703 Skagener Steinbutten bezieht. Es handelt sich um Ganzvarianten. Das Variationspolygon dieser Population ist in Fig. 83 dargestellt. Den Mittelwert M berechnen wir auf

¹⁾ Auf den Figuren 79—81 sind die Standardabweichungsordinaten nur eine kurze untere Strecke weit eingetragen.

²⁾ Theoretisch genauer ist die Formel $\pm \sqrt{\frac{\sum p a^2}{n-1}}$. Doch kommt die geringere Genauigkeit der Formel $\pm \sqrt{\frac{\sum p a^2}{n}}$ bei großen Populationen (wenn n , die Gesamtzahl der Varianten, groß ist) wenig in Betracht und natürlich um so weniger, je größer n ist. Ganz kleine Populationen liefern ja überhaupt über die wirkliche Variabilität keine verlässlichen Berechnungsgrundlagen.

die gewöhnliche Weise (S. 214 u. ff., 226) und erhalten 53,67. Wenn wir nun die Formel $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum p a^2}{n}}$ zur Berechnung verwenden wollen, so müssen wir zunächst a , die Abweichungen der verschiedenen Variantenklassen von M , berechnen.

Wenn der Mittelwert 53,67 beträgt, so liegt er zwischen der Variantenklasse 53 und der Variantenklasse 54. Der Abstand a der Variantenklasse 53 von M (53,67) beträgt somit $-0,67$; der Abstand a der Variantenklasse 54 von M ($= 53,67$) beträgt $+0,33$. Die Abstände a aller übrigen Klassen von M lassen sich ebenfalls leicht berechnen. Alle Abweichungen müssen quadriert werden (a^2) und die Quadrate der Abweichungen sämtlicher Varianten aller Klassen müssen addiert werden, um $\sum p a^2$ zu erhalten. Die weitere Ausrechnung: Division durch n und Quadratwurzelausziehung des Quotienten nach der Formel $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum p a^2}{n}}$ bedarf keiner weiteren Anleitung mehr.

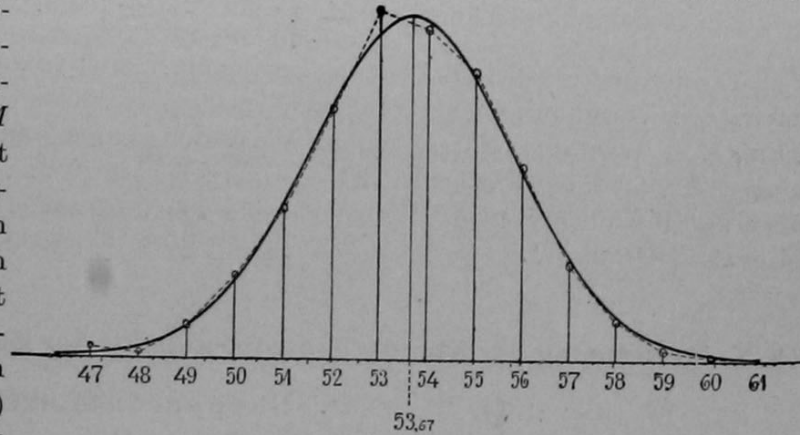


Fig. 83.

Variationspolygon für die Zahl der Flossenstrahlen bei 703 Skagener Steinbutten, der idealen Variationskurve angepaßt. Nach JOHANNSEN.

Klassen müssen addiert werden, um $\sum p a^2$ zu erhalten. Die weitere Ausrechnung: Division durch n und Quadratwurzelausziehung des Quotienten nach der Formel $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum p a^2}{n}}$ bedarf keiner weiteren Anleitung mehr.

Nach diesen Erläuterungen wird die nachfolgende Ausrechnung ohne weiteres verständlich.

Wert der Klassen = Strahlenzahl	Abweichungen a vom Mittelwert $M = 53,67$	Quadrat der Abweichungen a^2	Klassenfrequenz p	Klassenfrequenz \times Quadrat der Abweichung. $p a^2$
47	— 6,67	44,49	5	222,45
48	— 5,67	32,15	2	64,30
49	— 4,67	21,81	13	283,53
50	— 3,67	13,47	23	309,81
51	— 2,67	7,13	58	413,54
52	— 1,67	2,79	96	267,84
53	— 0,67	0,45	134	60,30
54	+ 0,33	0,11	127	13,97
55	+ 1,33	1,77	111	196,47
56	+ 2,33	5,43	74	401,82
57	+ 3,33	11,09	37	410,33
58	+ 4,33	18,75	16	300,00
59	+ 5,33	28,41	4	113,64
60	+ 6,33	40,07	2	80,14
61	+ 7,33	53,73	1	53,73
			$n = 703$	$\sum p a^2 = 3191,87$

Die Quadratsumme aller Abweichungen von $M = \sum pa^2$ ist somit = 3191,87.
Die Gesamtsumme aller Varianten $n = 703$.

Das durchschnittliche Quadrat der Abweichungen $\frac{\sum pa^2}{n}$ ist somit = $\frac{3191,87}{703}$
= 4,54.

Die Standardabweichung $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum pa^2}{n}} = \pm \sqrt{4,54} = \pm 2,131$.

Die Rechnerei ist deshalb etwas umständlich, weil ja der Mittelwert M bei empirischen Variationsreihen nur in den allerseltensten Fällen exakt mit dem Werte der höchstfrequentierten Klasse, mit der *M o d e* zusammenfällt. Die Abweichungen müssen deshalb in gebrochenen Zahlen angegeben werden, und wenn man den Mittelwert bis auf zwei oder drei Dezimalstellen genau verwertet, so wird die Rechnerei etwas zeitraubend.

XXIX. Berechnung der Standardabweichung mit der Berechnungsformel

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum pa^2}{n} - b^2}. \quad \text{Sheppards Korrektur.}$$

Ähnlich, wie wir die Berechnung des Mittelwertes entschieden vereinfachen konnten, können wir nun auch die Ausrechnung der Standardabweichung ganz wesentlich leichter gestalten, wenn wir statt der kürzesten, theoretischen Formel $\pm \sqrt{\frac{\sum pa^2}{n}}$ für die Standardabweichung die sogenannte Berechnungsformel verwenden, welche lautet $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum pa^2}{n} - b^2}$. Mit der Ableitung dieser Formel wollen wir uns nicht beschäftigen, sie ist übrigens selbst für einen Ungeübten unschwer durchführbar.

Der Vorteil der Anwendung dieser nur scheinbar komplizierteren Formel liegt darin, daß in ihr a , die Abweichung vom Mittelwert (eine fast immer gebrochene Zahl), nicht vorkommt. Dafür kommen a und b vor. a ist die Abweichung von A , der Abweichung irgendeiner Variantenklasse von einer freigewählten Ausgangsklasse A und läßt sich überall da, wo die Klassendistanz (bei Ganzvarianten) oder der Klassenspielraum (bei Klassenvarianten) in ganzen Zahlen ausgedrückt wird, selbst in ganzen Zahlen angeben, wodurch die Ausrechnung sehr vereinfacht wird. b ist die Abweichung des Mittelwertes M von A , dem frei gewählten Ausgangspunkt, ist gleich $M - A$. Wir brauchen b nicht noch extra auszurechnen, denn wir werden mit seinem Wert schon bei der Berechnung des Mittelwertes M bekannt, bei welcher b nach der Formel $b = \frac{\sum pa}{n}$ bestimmt werden muß.

Wir wollen hier zum Überfluß die Ausrechnung von b und M für unsere Variationsreihe der Steinbuttflößenstrahlen doch noch durchführen. Als Ausgangsklasse A wählen wir die Klasse 54. Dann erhalten wir folgende Aufstellung:

Korrespondierende Klassen . . .	55	56	57	58	59	60	61
	53	52	51	50	49	48	47
a = Abweichung von A	1	2	3	4	5	6	7
Frequenz (p) der Plusklassen . .	111	74	37	16	4	2	1
„ „ Minusklassen	134	96	58	23	13	2	5
Frequenzdifferenz	— 23	— 22	— 21	— 7	— 9	0	— 4
Multipliziert mit a	— 23	— 44	— 63	— 28	— 45	0	— 28
Summe aller Abweichungen Σpa^1) =	— 231						

$$b = \frac{\Sigma pa}{n} = \frac{-231}{703} = -0,3286$$

$$M = A + b = 54 - 0,3286 = 53,6714.$$

Wir schreiten jetzt zur vereinfachten Ausrechnung der Standardabweichung unserer Flossenstrahlenreihe nach der Formel

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma pa^2}{n} - b^2}$$

Zunächst berechnen wir Σpa^2 . Als A -Klasse wählen wir die Klasse 54.

Korrespondierende Klassen	A	55	56	57	58	59	60	61
	54	53	52	51	50	49	48	47
a , Abweichung von $A \pm$	0	1	2	3	4	5	6	7
Frequenz (p) der Plusklassen	(127)	111	74	37	16	4	2	1
„ „ Minusklassen	(127)	134	96	58	23	13	2	5
p -Summen ohne Berücksichtigung der Vorzeichen	(127)	245	170	95	39	17	4	6
Multipliziert mit a^2 , d. h. mit	0	1	4	9	16	25	36	49
Produkte $pa^2 =$	0	245	680	855	624	425	144	294

Die Summe aller dieser Produkte $\Sigma pa^2 = 3267$.

Nachdem wir Σpa^2 berechnet haben, müssen wir $\frac{\Sigma pa^2}{n}$ berechnen. n (die Summe aller Varianten) ist 703.

$$\text{Also } \frac{\Sigma pa^2}{n} = \frac{3267}{703} = 4,647.$$

Hiervon müssen wir nun b^2 abziehen. b ist uns bekannt als $-0,3286$, $b^2 = 0,10797796$, oder, wenn wir uns mit drei Dezimalstellen begnügen, $= 0,108$.

$$\text{Also } \frac{\Sigma pa^2}{n} - b^2 = 4,647 - 0,108 = 4,539.$$

¹⁾ Σpa , die Summe aller Abweichungen vom freigewählten Ausgangspunkt A , $\left(\text{oder auch } \frac{\Sigma pa}{n}\right)$ wird von den Statistikern als das erste Moment (v_1) über A bezeichnet; Σpa^2 $\left(\text{oder } \frac{\Sigma pa^2}{n}\right)$ ist dann das zweite Moment (v_2) über A und, allgemein, Σpa^x $\left(\text{oder } \frac{\Sigma pa^x}{n}\right)$ das x te Moment über A .

Und schließlich

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum p a^2}{n} - b^2} = \pm \sqrt{4,54} = \pm 2,131$$

Wir erhalten so genau den gleichen Wert, den wir zuerst bei der viel umständlicheren Berechnung nach der Formel $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum p a^2}{n}}$ erhalten haben (S. 278).

Wir haben bis jetzt die Standardabweichung nur für solche Reihen berechnet, bei denen der Klassenspielraum oder die Klassendistanz eine Maß- oder Zahleneinheit ist, so daß die Abweichungen a von A sich als $\pm 1, \pm 2, \pm 3$ usw. darstellen (bei symmetrisch binomialer Verteilung fällt A mit M zusammen und a deckt sich mit a , dann lassen sich auch die Abweichungen a in Einheiten ausdrücken). Wir wissen aber, daß man oft in die Lage kommt, den Abstand der Klassen (resp. ihren Spielraum) größer zu machen, Klassen paarweise oder zu dreien usw. zusammenzulegen. Man kann auch in die Lage kommen, den Klassenabstand bzw. den Klassenspielraum kleiner zu machen, z. B. bei einer biometrischen Untersuchung über die Variation des Gewichtes in irgendeiner Population die Varianten in 0,5 g-Klassen anstatt in 1 g-Klassen einzuordnen.

In solchen Fällen rechnet man (wie früher bei der Ermittlung des Durchschnittswertes M) ganz so, als ob der Klassenwert sich in Maß- oder Gewichts- oder Zahleneinheiten ausdrücken ließe. Erst wenn die ganze Rechnung durchgeführt ist, nimmt man die nötige Korrektur des gewonnenen Ergebnisses vor. Wenn ich die Population in 2 mm-Klassen eingeteilt habe (und nicht in 1 mm-Klassen), so rechne ich so, als ob der Klassenspielraum 1 mm wäre und erhalte dann natürlich ein Ergebnis, das um die Hälfte zu klein ist. Ich muß es also mit 2 multiplizieren. Rechne ich mit einem 3 mm-Klassenspielraum wie mit einer Einheit, so muß ich das Ergebnis mit 3 multiplizieren. Rechne ich mit einem 0,5 g-Spielraum oder mit einem 0,25 g-Spielraum als Einheit, so muß ich das Resultat mit 0,5 bzw. 0,25 multiplizieren oder, was dasselbe sagen will, durch 2 resp. 4 dividieren, um die wirkliche Größe der Standardabweichung in mm oder g ausgedrückt zu erhalten.

Wir haben beispielsweise unsere Kiespopulation von 975 Steinchen, bei der wir die Längenvariation untersuchten, zuerst in 33 1 mm-Klassen eingeteilt (S. 231). Berechnet man die Standardabweichung in der uns nunmehr geläufigen Weise, so erhält man $\sigma = \pm 5,252$. Sodann haben wir (S. 233) die Klassen paarweise zusammengelegt und siebzehn 2 mm-Klassen erhalten. Berechnen wir die Standardabweichungen so, daß wir vorläufig, nachherige Korrektur vorbehalten, annehmen, wir hätten es mit 1 mm-Klassen zu tun, so erhalten wir das Ergebnis $\pm 2,633$. Es ist um die Hälfte zu klein, ist $\frac{\sigma}{2}$, wir müssen es mit 2 multiplizieren und erhalten $\sigma = \pm 5,266$. — Richten wir 3 mm-Klassen ein (S. 236) und rechnen wir mit den Klassen als wie mit 1 mm-Klassen, so erhalten wir $\frac{\sigma}{3} = \pm 1,779$ und $\sigma = \pm 1,779 \times 3 = \pm 5,337$.

Die drei verschiedenen Werte, die man erhält, je nachdem man das Material in 1 mm-Klassen oder in 2 mm-Klassen oder in 3 mm-Klassen einteilt, stimmen genügend überein. Wir beachten aber, daß sie mit zunehmender Klassengröße zunehmen.

Es ist hier wohl der Ort, auf einen Punkt zurückzukommen, der für eine genaue Bestimmung der Standardabweichung bei kontinuierlicher Variation, bei der man die Varianten in Klassen (mit gleichem Spielraum) einzuteilen genötigt ist, nicht aus dem Auge gelassen werden darf. Wenn man die Varianten in Klassen einteilt und die Klassen als Ganzvarianten behandelt, indem man sie sich durch ihre äquidistanten Mittelpunkte Z repräsentieren läßt, so begeht man, wie wir S. 224 gesehen haben, Fehler, weil diese Mittelpunkte keineswegs mit den Mittelwerten der Klassen genau identisch zu sein brauchen und meistens auch nicht identisch sind. Bei annähernd symmetrischer Frequenzverteilung, und wenn man die Klassen nicht zu groß macht, haben diese Fehler keine große praktische Bedeutung. Immerhin darf nicht außer acht gelassen werden, daß sie die Genauigkeit der

Berechnung der Standardabweichung nach der Formel $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum p a^2}{n} - b^2}$ beeinflussen. Bei der Quadrierung von a ergeben sich lauter positive Vorzeichen. Wenn man aber a quadriert, so vergrößert man auch die mit den Werten a verbundenen Fehler δ . Mit den Werten a bekommen dann auch die ihnen anhaftenden Fehler ein positives Vorzeichen, und die Summe dieser Fehler ist deshalb stets positiv. Es ist darum klar, daß durch die Gruppierung der Varianten zu Klassen und Verwendung der Klassenmitten bei der Berechnung, wegen der damit stets verbundenen kleineren und größeren Fehler, die Bestimmung der Standardabweichung selbst etwas fehlerhaft wird, und zwar wird dabei die Standardabweichung immer etwas zu groß. Wir wissen auch, daß dieser Fehler in positiver Richtung in dem Maße größer wird, als die Klassenspielräume, die man einrichtet, größer sind. Diese Verhältnisse haben hauptsächlich SHEPPARD, PEARSON und YULE mathematisch genauer untersucht, und SHEPPARD hat zur Korrektur des Fehlers in der Berechnung der Standardabweichung bei Variationsreihen von Klassenvarianten eine Formel aufgestellt, die sich nach PEARSON und YULE als ganz zuverlässig bewährt hat.

Bezeichnen wir mit σ_1 die wahre, genaue Standardabweichung, die man erhält, wenn man bei der Berechnung jede Variante mit ihrem genauen, wahren Wert in Rechnung setzt (die Berechnung kann dann, wie wir wissen, außerordentlich umständlich werden), und bezeichnen wir die fehlerhafte Standardabweichung, die man bei Klassenbildung unter Verwendung der Mittelpunkte Z der Klassenspielräume erhält, als σ , so lautet SHEPPARDS Formel zur approximativen Korrektur des Fehlers

$$\sigma_1^2 = \sigma^2 - \frac{c^2}{12}$$

wobei c den Klassenspielraum bedeutet.

Wenn wir $c = 1$ annehmen und für σ unsere Berechnungsformel

$$\pm \sqrt{\frac{\sum pa^2}{n} - b^2}$$

einsetzen, so lautet SHEPPARDS Korrekturformel

$$\sigma_1 = \pm \sqrt{\frac{\sum pa^2}{n} - b^2 - \frac{1}{12}} \quad \text{oder} \quad \sigma_1 = \pm \sqrt{\frac{\sum pa^2}{n} - b^2 - 0,08333}$$

XXX. Der Pearsonsche Variationskoeffizient v (Standardabweichungskoeffizient). Der Prozentsatz „typischer“ Varianten (Duncker). Absolute Masse der Variation.

Die Standardabweichung ist ein absolutes Maß der Variation. Die Zahl, die sie angibt, ist eine konkrete, benannte Zahl. Fanden wir bei der Untersuchung der Längenvariation des Kiesmaterials für die Standardabweichung σ den Wert $\pm 5,252$ bei einer durchschnittlichen Länge von $M = 19,9733$ mm, so bedeutet eben die Zahl 5,252 einen 5,252 Millimeter langen Abstand von M nach der Plusseite und nach der Minusseite hin. Wir untersuchten die Variabilität der Strahlenzahl in der Schwanzflosse bei einer Population von 703 Skagener Steinbutten (S. 276, 279, 280) und erhielten bei einer durchschnittlichen Flossenzahl M von 53,67 Strahlen für die Standardabweichung den Wert $\pm 2,131$. Das heißt, die Standardabweichung beträgt $\pm 2,131$ Flossenstrahlen.

Diese absoluten Maße, diese benannten Zahlen können nun nicht direkt verwendet werden, wenn man die Variabilität eines Merkmals bei verschiedenen Populationen oder die Variabilität verschiedener Merkmale, die sehr heterogen sein können, wie z. B. Lebensdauer, Körpergewicht, Zahl der MÜLLERSchen Drüsen, vergleichen will. Zu diesem Zwecke müssen wir ein abstraktes, relatives Maß zu erhalten suchen, das sich selbstverständlich auf die Standardabweichung, das zuverlässigste Maß der Variabilität, beziehen muß.

PEARSON hat vorgeschlagen, ähnlich wie es beim Quartil geschehen ist, die Standardabweichung in Prozenten des Durchschnitts- oder Mittelwertes M auszudrücken. Man muß zu diesem Zweck die Standardabweichung mit 100 multiplizieren und durch den Mittelwert dividieren. Der so erhaltene Standardabweichungskoeffizient wird jetzt allgemein Variationskoeffizient genannt und von JOHANNSEN mit v (von DAVENPORT mit C) bezeichnet. $v = \frac{100 \sigma}{M}$.

Es wird also angenommen, daß v sich für alle Merkmale und für alle Populationen direkt vergleichen lasse.

Bei unserer Kiespopulation hätten wir

$$v = \frac{100 \sigma}{M} = \frac{100 \cdot 5,252}{19,97} = \frac{525,2}{19,97} = 26,3.$$

Für die Zahl der Schwanzflossenstrahlen der Skagener Steinbutten hätten wir $v = \frac{100 \cdot 2,131}{53,67} = \frac{213,1}{53,67} = 3,97$. Wir könnten somit nunmehr die

(relative) Variabilität der Steinchenlänge unseres Kiesmaterials ($v = 26,3$) direkt vergleichen mit der (relativen) Variabilität der Zahl der Schwanzflossenstrahlen bei den Skagener Steinbutten ($v = 3,97$) und dürften sagen, daß die erstere fast 7mal so groß ist als die letztere.

G. DUNCKER (1908) hat beanstandet, daß der Mittelwert zur Gewinnung eines auf der Standardabweichung fußenden, vergleichbaren Maßes der Variabilität, zur Konstruktion eines vergleichbaren, unbenannten Variabilitätskoeffizienten verwendet wird. In der Tat wäre der in Prozenten des Mittelwertes ausgedrückte Variationskoeffizient nur dann ein für alle Fälle anwendbarer, „absoluter“ Maßstab der Variabilität, wenn mit der Zunahme des Mittelwertes auch die Standardabweichung (Hauptabweichung), also die Variabilität überhaupt, immer entsprechend zunehmen würde. Dies ist aber zurzeit nicht als eine allgemeine Erscheinung erwiesen, wenn es auch vielfach zutreffen mag. Die Frage läßt sich überhaupt nicht mathematisch, sondern nur durch biologische Erfahrung entscheiden, und DUNCKER selbst hat in seinen Syngnathiden-Studien Fälle nachgewiesen, in denen die erwähnte Annahme der Biometriker nicht zutreffen scheint.

Um die Frage dem Verständnis näher zu bringen, wollen wir wiederum einen supponierten Fall erläutern. Wir wissen, daß PETERSEN bei seiner Population von 703 Steinbutten von Skagen hinsichtlich der Zahl der Strahlen in der Schwanzflosse 15 Variantenklassen einrichten konnte, die niederste mit 47 und die höchste mit 61. Als Mittel- oder Durchschnittswert M für die Population berechneten wir 53,67 Flossenstrahlen. Die Standardabweichung σ war $\pm 2,131$ Flossenstrahlen. Nehmen wir nun an, wir hätten bei einer anderen Fischart, bei der die Zahl der Strahlen in der Schwanzflosse viel größer ist, ebenfalls eine Population von 703 Exemplaren untersucht und dieselbe Variationsbreite (15 Einerklassen) festgestellt mit den nämlichen Klassenfrequenzen. Die niedrigste Variantenklasse wäre durch 70, die höchste durch 84 Flossenstrahlen charakterisiert. Dann ist die Variabilität offenbar in beiden Populationen genau die gleiche, die Standardabweichung σ in der zweiten Population wie in der ersten $\pm 2,131$ Flossenstrahlen. Die mittlere Flossenstrahlenzahl aber wäre bei der zweiten 76,76 anstatt 53,67 bei der ersten. Demgemäß erhalten wir für den Variationskoeffizienten nach der Formel $v = \frac{100 \sigma}{M}$ ganz verschiedene Werte, für die erste Popu-

lation (Skagener Steinbutten) ist $v = 3,97$, für die zweite Population der an Flossenstrahlen reicheren Fischart ist $v = 2,78$.

Im Anschluß an diese Erläuterung wollen wir eine der DUNCKERSchen Feststellungen zitieren, die sich auf die Zahl der subdorsalen Rumpfringe des zu den Syngnathiden gehörenden Fisches *Siphonostoma typhle* L. von drei verschiedenen Lokalitäten (Plymouth 684 Ex., Neapel 328 Ex., Ostsee, Neustädter Bucht, 301 Ex.) beziehen. Die „Ringe“ sind segmentale Ringe von den Schuppen anderer Fische entsprechenden Schildern oder Platten. Subdorsale Rumpfringe sind solche Rumpfringe, welche zusammen mit Schwanzringen am Tragen der Rückenflosse beteiligt sind, im Durchschnitt nicht einmal ein ganzer Ring. Die Mittelwerte M sind nämlich für die drei Populationen die folgenden: Plymouth 0,785, Neapel 0,320 und Ostsee 0,837 Ringe. Die Standardabweichung σ ist die folgende:

Plymouth 0,442, Neapel 0,498, Ostsee 0,443 Ringe.} Zu diesen Erhebungen und Berechnungen bemerkt DUNCKER, um zu zeigen, wie die Messung der „absoluten Variabilität“ mittels des „Variationskoeffizienten“ $v = \frac{100 \sigma}{M}$ völlig versagen kann, wörtlich folgendes (S. 75): „Die Variationskoeffizienten“

der Zahl der subdorsalen Rumpfringe z. B. lauten für Plymouth 56,25%, für Neapel 155,61%, für die Ostsee 52,89%. Hiernach wäre die Neapler fast dreimal so variabel wie die nordeuropäischen Formen; dabei ist ihre Hauptabweichung [Standardabweichung *A. L.*] 1,128mal größer als die der Plymouth- und 1,125mal größer als die der Ostseeform. Bei manchen Syngnathiden, bei denen die Zahl der subdorsalen Rumpfringe laut Definition negativ werden kann, würde sich sogar ein negativer und damit sinnloser „Variationskoeffizient“ für dieses Merkmal ergeben.“

Die Höhe der Mittelwerte steht überhaupt nach DUNCKER bei **allen** von ihm untersuchten Merkmalen in keinerlei Beziehung zur Größe ihrer Standardabweichungen.

Als zuverlässigeren Maßstab zur Vergleichung der Variabilität, also als besseren absoluten Maßstab, betrachtet DUNCKER selbst die Frequenz des Standardabweichungsareals, ausgedrückt in Prozenten der Gesamtfrequenz der untersuchten Population, also die Zahl aller typischen Einzelvarianten, d. h. typischen Individuen, in Beziehung gesetzt zur Gesamtzahl aller Individuen n der Population. Schlagen wir in der Tabelle im Anhang nach, so finden wir für das der Abweichung $\frac{\alpha}{\sigma} = 1 \sigma$ entsprechende halbe Standardabweichungsareal (es gibt ja ein $-\sigma$

und ein $+\sigma$) der idealen Variationskurve bei 10 000 ihr Areal bevölkernden Einzelvarianten die Zahl von 3413,4 „typischen“ Varianten, also für das ganze Standardabweichungsareal 6817 typische Varianten. Zur Gesamtzahl der Varianten (10 000) in Beziehung gesetzt, hätten wir also 68,17% typische Varianten oder rund $\frac{2}{3}$. Wir werden bald lernen, irgendein monotypisches Variationspolygon der Normalkurve „anzupassen“, und es wird uns jetzt schon nicht schwer fallen, in jedem empirischen Falle festzustellen, wie viele von den n Varianten der Gesamtpopulation typische Varianten sind, d. h., welches die „Bevölkerungsziffer“ des ganzen Standardabweichungsareals ist. Es ist freilich auch hier zur Erreichung etwelcher Sicherheit der Vergleichung unerlässlich, daß ansehnlich große Populationen variationsstatistisch untersucht werden.

Zu der vorstehenden DUNCKERSchen Kritik des Variationskoeffizienten v stellt mir Herr Dr. St. PONIATOWSKI in dankenswerter Weise eine Gegenkritik zur Verfügung, der ich folgendes entnehme. DUNCKER hat die mathematischen Ableitungen von σ und v nicht verstanden. Wenn z. B. bei einer großen und einer kleinen Sippe σ gleich ist, so zeigt schon der bloße Augenschein, daß die Variabilität in der kleinen Sippe größer ist als in der großen, ganz wie der verschieden große Variationskoeffizient v angibt. PONIATOWSKI macht darauf aufmerksam, daß die Messung der absoluten Variabilität mittels v versagen muß, da ja v eben nicht die absolute, sondern die relative Variabilität angibt. Die erstere wird ausschließlich durch σ ausgedrückt. Was das

Beispiel der subdorsalen Rumpfringe anbetrifft, so sagt PONIATOWSKI mit Recht: 1. daß $v \left(= \frac{100 \sigma}{M} \right)$, da es von σ abhängig ist, σ aber immer beide Vorzeichen hat, selbst auch immer beide Vorzeichen haben muß; 2. daß daran, daß sich eventuell „ein negativer und damit sinnloser Variationskoeffizient“ ergibt, in Wirklichkeit die sinnlose DUNCKERSche Definition schuld ist, nach welcher die Zahl der subdorsalen Rumpfringe negativ werden kann.

D.

XXXI. Die „Anpassung“ der empirischen Variationspolygone aneinander und an die Normalkurve, die ideale Variationskurve (ihre Vergleichbarmachung).

Das Bedürfnis ist vorhanden, die Variabilität verschiedener Merkmale, oder die Variabilität eines Merkmales bei verschiedenen Populationen, noch anschaulicher zu vergleichen. Das beste Mittel hierzu liefert uns wiederum die graphische Methode. Es bedarf keiner näheren Begründung mehr, um sofort zu erkennen, daß es sich nur um eine Vergleichung der empirischen Variationspolygone mit der Normalkurve $(1 + 1)^\infty$ handeln kann. Hat man ein Verfahren gefunden, um diese Vergleichung graphisch anschaulich und korrekt durchzuführen, so hat man damit zugleich ein Verfahren gefunden, die empirischen Variationspolygone untereinander zu vergleichen.

Daß es bei den Variationspolygonen nicht auf ihre absolute Größe, sondern auf die Form ankommt, ist selbstverständlich, denn wir können ja die Einheiten sowohl der Abszissen- als der Ordinatenkala auf dem Papier beliebig groß wählen. Ein gleichseitiges Dreieck z. B. behält die gleiche Form, bleibt „ähnlich“, mag die Seite 10 mm oder 1 m lang sein. Aber man überzeugt sich doch leichter durch bloßen Anblick von der Übereinstimmung der Form zweier Dreiecke, wenn man sie gleich groß macht, wenn man z. B. die Seiten des kleineren Dreiecks auf das 10fache vergrößert (dann erhalten sie eine Länge von 100 mm) und die Seiten des größeren Dreiecks 10mal verkleinert (dann werden sie ebenfalls 100 mm lang). Jetzt ergibt sich ohne weiteres die völlige Übereinstimmung in der Form der beiden Dreiecke, wenn ich das eine dem anderen anzupassen suche, wenn ich versuche, die beiden Figuren so übereinander zu legen, daß sie sich möglichst vollständig decken. Im vorliegenden Falle werden sich die auf den gleichen Flächeninhalt gebrachten (vergrößerten und verkleinerten) Figuren (die Dreiecke) vollständig decken, sie sind kongruent. Die Übereinstimmung in der Form ist absolut. Das gleiche Verfahren wende ich an, wenn ich das Maß der Übereinstimmung oder der Verschiedenheit beliebiger Figuren bestimmen muß. Ich gebe zunächst den beiden Figuren den gleichen Flächeninhalt und suche sie dann einander so anzupassen, so zur Deckung zu bringen, daß der gemeinsame Teil des von den beiden Figuren bedeckten Areals möglichst groß, der außerhalb liegende Teil, der der einen oder anderen Figur ausschließlich angehört, möglichst klein ist. Je größer der gemeinsame Teil ist, um so größer ist die Übereinstimmung in der Gestalt der beiden Figuren. Bei der probeweisen Anwendung dieses Anpassungs- oder Deckungsverfahrens zeichne ich die eine Figur auf gewöhnliches, die andere auf Pausierpapier und lege das letztere auf das erstere.

Das gleiche Verfahren wenden wir zur Vergleichung von empirischen Variationspolygonen mit der Normalkurve an.

Die Zahl der Flächeneinheiten eines Variationspolygons ist gleich n , gleich der Gesamtsumme aller Varianten. Wir erinnern uns hier der Konstruktion eines Treppenvorgons für eine fiktive Reihe von 52 Klassenvarianten (Fig. 75, S. 259).

Das Areal dieses Treppenpolygons — jedes gewöhnliche Variationspolygon für Ganzvarianten läßt sich zu jeder Zeit, wie wir gesehen haben, in ein Treppenpolygon verwandeln und umgekehrt — besteht aus 52 kleinen, kongruenten Rechtecken, welche die Maßeinheiten des Areals darstellen. Sie sind in aufeinanderfolgenden Kolonnen zu größeren Klassenrechtecken angeordnet; ein jedes Klassenrechteck enthält so viele Elementarrechtecke (Einheiten), als die Frequenz der Klasse beträgt. Offenbar nun wird die Gestalt unseres Treppenpolygons nicht verändert, wenn ich die Zahl der Einheiten (Elementarrechtecke) verdoppele, verdreifache usw. oder auf die Hälfte, ein Drittel usw. reduziere, d. h. mit einer beliebigen Zahl multipliziere oder durch eine beliebige Zahl dividiere. So kann ich die Zahl der Elementarrechtecke auch mit 192,31 multiplizieren und erhalte dann 10 000 Elementarrechtecke, die einer Population von 10 000 Varianten entsprechen. Da bei einer empirischen Beobachtungsreihe die Zahl der Klassen gegeben ist, so kann die rechnerische Vermehrung resp. Verminderung der Zahl der Einheiten nur so geschehen, daß man die Frequenz der Klassen vermehrt resp. vermindert. Will ich beispielsweise die Zahl der Einheiten, in unserer Population $n = 52$, zu Vergleichszwecken verdoppeln, so muß ich die Frequenz innerhalb einer jeden Klasse, die Zahl der Elementarrechtecke einer jeden Kolonne verdoppeln. Die so erhaltenen Klassenfrequenzen sind aber nicht absolute Zahlen, sondern relative Zahlen, welche die Frequenz in pro 104, und wenn ich den Zahlenwert einer jeden Klasse 192,31mal vergrößere, in pro 10 000 angeben. Die Zahl der wirklich, empirisch beobachteten Fälle ist ja bei dieser bloß rechnerischen Operation nicht größer geworden, die untersuchte Population ist dieselbe geblieben, die Zuverlässigkeit der Untersuchung hat sich auch keineswegs vermehrt.

Wir müssen bei der Vergrößerung oder Verkleinerung einer Variationskurve oder eines Variationspolygons, wenn die Figuren bei gleicher Zahl der Klassen und relativ gleich großer Klassenfrequenz die gleiche Gestalt behalten sollen, folgendes wohl bedenken.

Verdoppele ich die Frequenz der Klassen, die Zahl der übereinanderliegenden Elementarrechtecke (Einheiten) eines Klassenrechteckes, einer Kolonne, so muß ich die Höhe eines jeden Elementarrechteckes halbieren, sollen sowohl die Gestalt der Treppenkurve als auch der Flächeninhalt des Polygons dieselben bleiben. Verdreifache ich die Zahl der Elementarrechtecke, so darf ich jedem Rechtecke nur einen Drittel seiner Höhe geben, will ich ein kongruentes Treppenpolygon erhalten. Wenn ich aber bei der Verdoppelung der Zahl der Elementarrechtecke ihre Höhe beibehalte, so muß ich ihre Basis, ihre Breite, verdoppeln, soll die Gestalt des Polygons dieselbe bleiben. Dabei wird freilich der Flächeninhalt des Polygons quadriert, bei Verdreifachung der Zahl der Einheiten in die dritte Potenz erhoben usw. Würde ich die Zahl der Elementarrechtecke (Frequenz) einer Kolonne verdoppeln, ohne entweder ihre Höhe auf die Hälfte zu reduzieren oder ihre Basis auf das Zweifache zu vergrößern, sondern unter Beibehaltung ihrer Form und Dimensionen, so würde das so entstehende Treppenpolygon eine andere Gestalt, nämlich bei gleicher Basis doppelte Höhe, bekommen, bei doppelt so großem Flächeninhalt. Zur Demonstration dienen nebenstehende einfache

Figuren. Ausgangsfigur ist (Fig. 84 A) ein Treppenvolygon mit neun Elementarrechtecken und fünf Kolonnen (Klassen). $n = 9$. Die Klassenfrequenzen sind 1, 2, 3, 2, 1. Ich will nun die Zahl der Einheiten (Varianten) rechnerisch verdreifachen. Dann muß ich die Frequenzen in pro 27 ausdrücken, und ich muß, soll das Polygon kongruent bleiben, jedes Elementarrechteck in drei gleich große, übereinanderliegende, mit unveränderter Breite einteilen (Fig. 84 B) oder ich muß, wenn ich die Zahl verdreifache, aber die Höhe jedes Elementarrechteckes beibehalte, die Breite aller dieser geometrischen Einheiten verdreifachen, wie in Fig. 84 C, um wenigstens ein in der Gestalt übereinstimmendes, ähnliches, aber größeres Polygon zu erhalten. In Fig. 84 D habe ich letzteres vernachlässigt, und es ist infolgedessen das Treppenvolygon dreimal zu hoch und viel zu steil geworden.

Wir wissen nun, wie wir es anzustellen haben, um, indem wir die beobachtete Summe n von Varianten auf irgendeine Zahl beziehen, das Variationspolygon der betreffenden Reihe vergrößern oder (indem wir die entgegengesetzte Operation vollziehen) verkleinern oder in gleicher Größe erhalten können, ohne die Gestalt, den Charakter desselben irgendwie zu verändern. Wir können so die Vereinbarung treffen, bei allen unseren Untersuchungen auf allen Gebieten die empirische Variantenzahl n (die Zahl der Einzelbeobachtungen) auf 10000 zu beziehen und also die Klassenfrequenzen p sowohl, wie die Gesamtfrequenz der Population n in pro 10000 auszudrücken. Wir können eine Vereinbarung treffen, wie groß wir die Einheit auf unserer Ordinatenkala annehmen wollen. Wir können auch vereinbaren, wie wir die Skala auf der Abszissenachse einrichten wollen.

Die Fig. 85 zeigt die Normalkurve (die ideale Variationskurve) $(1 + 1)^x$ in demjenigen Verhältnis der Ordinaten- zur Abszissenskala, das JOHANNSEN in seinen

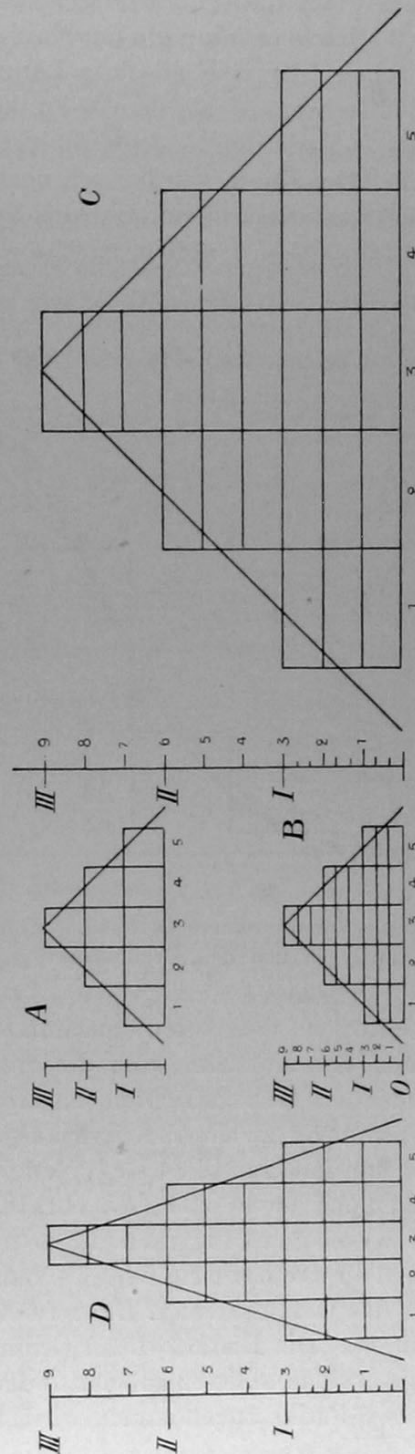


Fig. 84. Erklärung im Text.

„Elementen“ adoptiert hat und so groß, daß sie auf der Satzbreite des vorliegenden Buches Platz findet¹⁾. Für die Einteilung der Abszissenachse wird die Standardabweichung σ der Normalkurve als Einheit angenommen. Diese Einheit erhält hier eine absolute Länge von ca. 16 mm. Wir zählen die Einheiten vom Mittelwert M als dem 0-Punkte aus nach rechts (+ - Varianten) und nach links (— - Varianten). Jede Einheit σ ist selbst wieder in Zehntel ($0,1 \sigma$) eingeteilt. Der Raum würde auch noch eine Einteilung der σ -Strecke in Zwanzigstel ($0,05 \sigma$) gestatten. Dann würden wir von 0 aus nach rechts (+) und links (—) zählen $\pm 0,05 \sigma$, $\pm 0,10 \sigma$, $\pm 0,15 \sigma$, $\pm 0,20 \sigma$, $\pm 0,25 \sigma$ usw. Es sind aber nur die $\frac{\sigma}{10}$ -Strecken markiert. Wenn wir nun der Ordinateneinheit eine Länge von ca. 0,14 mm geben und das Areal der Normalkurve aus 10 000 Einheiten (Elemen-

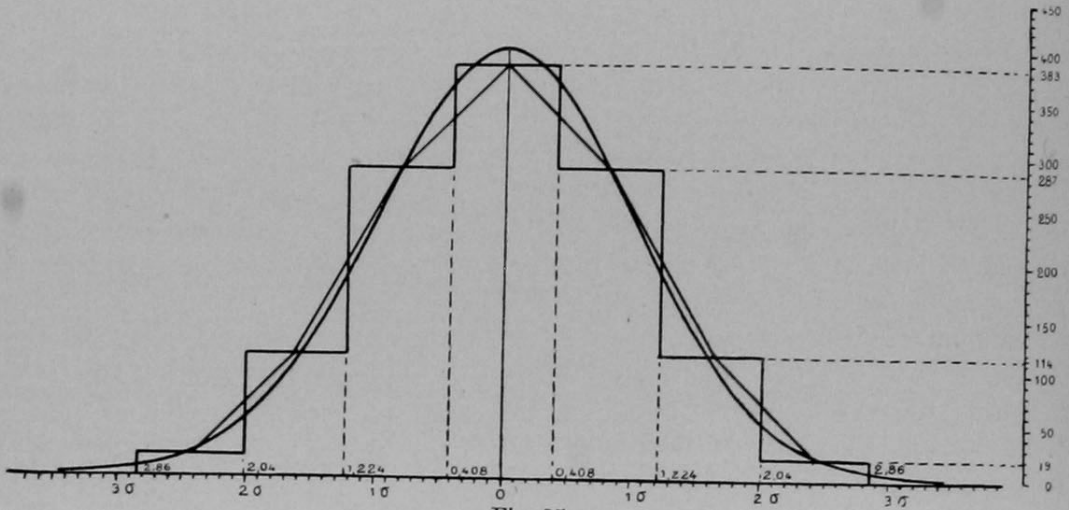


Fig. 85.

Die ideale Variationskurve (Normalkurve) in der JOHANNSENSchen Form, mit dem ihr angepaßten Treppenvolygon und dem Ordinatenpolygon der binomialen Frequenzreihe 1, 6, 15, 20, 15, 6, 1. $(1 + 1)^6$.

tarrechtecken, Varianten) zusammengesetzt sein lassen und über allen $0,1 \sigma$ -Abständen der Abszissenskala die zugehörigen Klassenrechtecke in der ihnen zukommenden Höhe errichten, so erhalten wir ein Treppenvolygon, dessen oberer Treppenumriß zu einer Kurve ausgeglichen, genau unserer Fig. 85 entspricht.

Man hat nun berechnet, wie viele Elementarrechtecke in einem beliebigen Areal der Normalkurve vorkommen, das einerseits von irgendeiner Ordinate, andererseits von der Schwerpunkt- oder Mittelordinate begrenzt ist, wenn das Gesamtareal z. B. in 10 000 Elementarrechtecke (Flächeneinheiten) eingeteilt ist. Die Distanz dieser Ordinaten von der Mittelordinate, die man auf der Abszissenskala abliest, wobei also der Fußpunkt der Mittelordinate, der Mittelwert M , als 0-Punkt angenommen wird, muß nun in Standardabweichungs-

¹⁾ Von dem JOHANNSENSchen, in etwas größerem Maßstab als unsere Fig. 85 ausgeführten Kurvenschema können Abzüge von der Verlagsbuchhandlung GUSTAV FISCHER in Jena bezogen werden.

einheiten ausgedrückt werden, denn wir haben für die Einteilung der Abszisse die Standardabweichung benutzt. Die Abweichungen vom Mittel M haben wir immer mit a bezeichnet. Wollen wir sie in Standardabweichungseinheiten ausdrücken, so ist das allgemeine Maß also $\frac{a}{\sigma}$ (die Abweichung vom Mittel durch die Standardabweichung dividiert): Die verschiedenen Werte von $\frac{a}{\sigma}$ heißen Standardwerte. DAVENPORT nennt das Verhältnis $\frac{a}{\sigma}$ den Abmodalitätsindex. Der Standardwert der Mittelordinate ist $= 0$, weil die Mittelordinate als 0-Punkt angenommen worden ist, von dem aus die $+$ - und $-$ -Abweichungen gemessen werden. Ihre Abweichung a ist $= 0$, somit $\frac{a}{\sigma} = 0$. Ist die Abweichung a vom Mittel $\pm 0,5$, so ist ihr Standardwert $\frac{\pm 0,5}{\sigma}$ oder, da wir σ als Einheit angenommen haben, $\frac{\pm 0,5}{1} = \pm 0,5$. Ist die Abweichung $a = \pm 2$, so erhalten wir für $\frac{a}{\sigma} = \pm 2$ usw. Man hat die Zahl der Elementarrechtecke (Flächeneinheiten), die zwischen einer beliebigen a -Ordinate und der Mittelordinate liegen, wenn $n = 10\,000$ ist, für alle Standardwerte $\frac{a}{\sigma}$ zwischen 0 und ± 4 bis zu Tausendsteln der Standardabweichung berechnet, also für 0,001, 0,002, 0,003, 0,004, 0,005, 0,006, 0,007, 0,008, 0,009, 0,010, 0,011 usw. Die gefundenen Zahlen für alle diese Standardwerte werden in besonderen Tabellen zusammengestellt. Eine solche Tabelle findet sich im Anhang. Die ausgerechneten Zahlen sind also Prozehntausendstel.

Der Leser wird nun fragen, weshalb man die Tabellen nur bis $\frac{a}{\sigma} = \pm 4$ ausgerechnet hat. Ein Blick auf die Normalkurve gibt uns hierüber sofort die nötige Auskunft. Der der Abweichung $\frac{a}{\sigma} = \pm 4$ entsprechende Punkt 4 rechts und links findet sich nicht einmal mehr auf der Abszissenskala. Schon außerhalb der Punkte ± 3 ist die Normalkurve der Abszissenachse so genähert, d. h. die über dem Spielraum der Klasse 3 errichteten Klassenrechtecke (Kolonnen von Elementarrechtecken) sind so niedrig, daß außerhalb dieser Stellen (links von -3σ und rechts von $+3\sigma$) nur noch ganz wenige Elementarrechtecke, nämlich 13 von 10 000, die das ganze Kurvenareal zusammensetzen, vorkommen. Außerhalb des Punktes 3,8 findet sich jederseits sogar nur noch 1 Elementarrechteck, und sogar dieses kommt für die graphische Darstellung gar nicht mehr in Betracht. Schon bei Punkt $\pm 3,8$, ja schon vorher, kann man bei der graphischen Darstellung annehmen, daß die Normalkurve die Abszissenachse berührt.

Ferner: Es ist selbstverständlich, daß die Werte $\frac{-a}{\sigma}$ durchaus den symmetrischen Werten $\frac{+a}{\sigma}$ entsprechen und sich nur durch das Vorzeichen unter-

scheiden. Man brauchte deshalb die Berechnung der Tabelle nur für die eine symmetrische Hälfte des Kurvenareals auszuführen.

Und nun wollen wir uns in der Benutzung der Tabelle üben. Wir wollen sie zunächst verwenden, um zu kontrollieren, ob die Normalkurve (Fig. 82 u. 85, S. 267 u. 288) nach den Angaben der Tabelle richtig gezeichnet ist. Zu diesem Zwecke wollen wir $0,1\sigma$ als Klassenspielraum annehmen und über jeder, diesem Klassenspielraum entsprechenden Strecke das zugehörige Klassenrechteck errichten. Wir beginnen mit der ersten $0,1\sigma$ -Strecke rechts und links von 0. Bei Punkt 0,1 ist

also die Abweichung $\frac{0,1}{\sigma} = \frac{0,1}{1} = 0,1$. Wir finden in der Tabelle für 0,1 die Zahl

398. Das heißt, das Klassenrechteck, das wir über der Basis $0 - 0,1$ (+ oder -, rechts oder links vom 0-Punkt) errichten, muß aus 398 übereinanderliegenden Elementarrechtecken (Flächeneinheiten) aufgebaut sein. Wir bezeichnen möglichst genau auf der Ordinatenkala den Punkt, welcher der Zahl 398, also der Höhe des Klassenrechteckes entspricht und ziehen von diesem Punkte aus eine senkrechte zu der 0-Punktordinate. So erhalten wir die Höhe des auf der $0 - 0,1$ -Basis zu errichtenden Klassenrechteckes. Wir überzeugen uns, daß sie an dieser Stelle mit der entsprechenden Kurvenstrecke zusammenfällt. Wir gehen jetzt weiter und errichten über der Basis $0,1 - 0,2$ jederseits das zugehörige Klassenrechteck. Von der 0-Punktordinate bis zur $0,2$ -Punktordinate finden sich nach der Tabelle 793 Elementarrechtecke, von 0 bis zu 0,1 waren es deren 398; also bleiben für das zu der Basis $0,1 - 0,2\sigma$ gehörige Rechteck $793 - 398 = 395$ Elementarrechtecke. Der Punkt 395 der Ordinatenkala bezeichnet also die Höhe dieses Klassenrechteckes. Wir wollen die Höhe des Klassenrechteckes bestimmen, welches wir über der Strecke $\pm 1,2\sigma - 1,3\sigma$ errichten. Bis zur $1,3\sigma$ -Ordinate $\left(\frac{a}{\sigma} = \frac{1,3}{1} = 1,3\right)$

finden wir jederseits nach der Tabelle 4032 Elementarrechtecke, bis zur $1,2\sigma$ -Ordinate liegen (immer von der Schwerpunktsordinate aus gerechnet) 3849 Elementarrechtecke. Also baut sich das Klassenrechteck $1,2 - 1,3$ aus $4032 - 3849 = 183$ Elementarrechtecken auf. 183 Einheiten der Ordinatenkala bezeichnen also die Höhe unseres Klassenrechteckes. Kontrollieren wir die Kurve, indem wir von einem dem Punkte 183 möglichst genau entsprechenden Punkte der Ordinatenkala eine Senkrechte zu den $1,2\sigma$ und $1,3\sigma$ -Ordnaten ziehen. Wir konstatieren, daß diese Senkrechte die Kurve an einem Punkte schneidet, welcher, wie es sein soll, die Decklinie des Klassenrechteckes halbiert. Und so können wir in der Verifikation fortfahren und konstatieren, daß die Zeichnung der Normalkurve nach der Tabelle richtig ausgeführt ist.

Wir stellen uns nun die Aufgabe, eine kongruente (nicht bloß ähnliche, d. h. nicht bloß in der Form, sondern auch in der Größe des Kurvenareals übereinstimmende) Normalkurve zu konstruieren, wenn wir das gesamte Material ($n = 10\,000$) in $0,01\sigma$ -Klassen anstatt in $0,1\sigma$ -Klassen einteilen. Welche Höhe müssen wir dann den Klassenrechtecken geben, deren Basis $0,01\sigma$ ist. Zunächst das Klassenrechteck für die Basis 0 bis $\pm 0,01$. Wir schlagen in der Tabelle nach und finden für das durch die 0-Punktordinate und die $0,01$ -Ordinate begrenzte Areal

die Zahl 40. Suche ich diesen Punkt auf unserer Ordinatenkala auf, so sehe ich sofort, daß ich ein viel zu niedriges Klassenrechteck und somit durchaus nicht eine kongruente Kurve bekomme. Ich habe eben nicht daran gedacht, daß, wenn ich anstatt des Klassenspielraumes $0,1 \sigma$ den Klassenspielraum $0,01 \sigma$ gewählt, ich die Zahl der Klassen um das Zehnfache vermehrt habe. Habe ich aber bei der gleichbleibenden Zahl von 10 000 Elementarrechtecken oder Flächeneinheiten (in einer Population wären es Varianten) die Zahl der Klassen verzehnfacht, so kommt auf jede Klasse natürlich nur der zehnte Teil der Elementarrechtecke. Die Klassen werden also um den zehnten Teil zu niedrig, das ganze Polygon wird um den zehnten Teil zu niedrig. Ich muß also entweder die Zahl der Elementarrechtecke (Einheiten, Frequenz) einer jeden Klasse mit 10 multiplizieren oder, was auf dasselbe herauskommt, jedem Elementarrechteck die zehnfache Höhe geben, die Einheiten der Ordinatenkala zehnmal vergrößern, um die kongruente Normalkurve zu erhalten. Auf unserer Ordinatenkala hätte ich also anstatt der Zahlen 0, 50, 100, 150, 200 usw. zu schreiben 0, 5, 10, 15, 20. Suche ich auf dieser Skala den Punkt 40 auf, so erhalte ich die richtige Höhe des Klassenrechteckes für eine kongruente Normalkurve. Oder ich multipliziere 40 mit 10 und suche den Punkt 400 auf der im Werte der Einheiten unveränderten Ordinatenkala auf, dann erhalte ich wieder die einer kongruenten Normalkurve entsprechende richtige Höhe. Umgekehrt nehme ich als Klassenspielraum 1σ anstatt $0,1 \sigma$ an, so reduziere ich die Zahl der Klassen auf den zehnten Teil. Jede Klasse erhält zehnmal mehr „Varianten“, jedes Klassenrechteck zehnmal mehr übereinander gereichte Elementarrechtecke, wird zehnmal zu hoch. Wenn ich also in der Tabelle die Zahl der Elementarrechtecke aufsuche, die einem Abstände $\frac{a}{\sigma} = \frac{1}{\sigma} = 1$ von der 0-Punktordinate entspricht und finde, daß sie 3413 beträgt, so muß ich diese Zahl durch 10 dividieren = 341 und dem über der Strecke 0 bis ± 1 zu errichtenden Klassenrechteck eine Höhe von 341 Einheiten der Ordinatenkala geben.

Wir wollen nun, um die Benutzung der Tabelle für den Vergleich eines empirischen Variationspolygons mit der Normalkurve zu erlernen, mit einem fiktiven, symmetrischen Polygon den Anfang machen. Wir wählen das Polygon der entwickelten Binomialreihe $(1 + 1)^6$, das wir oben Fig. 79, S. 264 und Fig. 85, S. 288) schon konstruiert haben. Diese Binomialreihe (Variationsreihe) besteht aus sieben Gliedern (Klassen) mit folgenden Frequenzen:

1 6 15 20 15 6 1.

Die Summe n aller Einheiten (Varianten) beträgt 64. Wir müssen diese Summe nun zunächst auf 10 000 beziehen und die Frequenzen in Zehntausendsteln angeben, dann erhalten wir:

Klassen	1	2	3	4	5	6	7
Frequenz	156	937	2344	3125	2344	937	156

mit $n = 9999$ (also rund 10 000). Wir müssen nun zunächst den Standardwert des Klassenspielraumes berechnen, denn die Abszisse unserer theoretischen Normalkurve ist in Standardabweichungseinheiten eingeteilt. Der Klassenspiel-

raum ist hier 1; der Standardwert des Klassenspielraumes ist $= \frac{\alpha}{\sigma} = \frac{1}{\sigma}$, somit, da wir die Standardabweichung σ für unsere Binomialreihe schon oben (S. 275) als $1,22479 \sigma$ ausgerechnet haben $= \frac{1}{1,22479} = 0,81653 \sigma$. Wir behandeln die Reihe als eine Reihe von Klassenvarianten. Dann liegt die Minusgrenze der Mittelklasse dieser symmetrischen Reihe offenbar bei $-0,40826$ und die Plusgrenze dieser Mittelklasse bei $+0,40826$. Die Zahl der Einheiten (der Elementarrechtecke), welche in der so begrenzten Mittelklasse, d. h. in dem ihr entsprechenden Areal der Normalkurve vorkommen, berechnen wir, indem wir in der Tabelle die Zahl der Einheiten pro 10 000 für einen Abstand vom 0-Punkt von $0,40826 \sigma$ aufsuchen. Sie beträgt 1584. Dies ist die Zahl für einen Abstand von 0 bis $0,408$. Nun haben wir aber für die Grenzen der ganzen Mittelklasse einen Minusabstand von $0,408 \sigma$ und einen Plusabstand von $0,408 \sigma$, der Standardwert des ganzen Klassenspielraumes ist ja $0,81653 \sigma$. Also haben wir die Zahl von 1584 Einheiten mit 2 zu multiplizieren und erhalten für die Mittelklasse (4) 3170 (genauer gerechnet 3168) Einheiten. Dies ist die sogenannte theoretische Zahl für die Frequenz der Klasse 4 der entwickelten Binomialreihe $(1 + 1)^6$. Die effektive Zahl war 3125. Die Annäherung ist eine sehr ungenaue.

Berechnung der theoretischen Frequenzzahlen für die Glieder (Klassen) der Binomialreihe $(1 + 1)^6$.

Klassen	Klassengrenzen	Abweichungen α vom Mittelwert	Abweichungen in Standardwerten $\frac{\alpha}{\sigma}$	Theoretische (berechnete) Frequenz pro 10 000		Effektive Klassenfrequenz pro 10 000	Theoretische Klassenfrequenz pro 64	Effektive Klassenfrequenz pro 64
				von 0 bis zur äußeren Klassengrenze	in der Klasse			
		— 4,5	— 3,674	4999				
	0,5	— 3,5	— 2,858	4979	20	0	0,13	0
1	1,5	— 2,5	— 2,041	4794	185	156	1,18	1
2	2,5	— 1,5	— 1,225	3897	897	937	5,74	6
3	3,5	— 0,5	— 0,408	1584	2313	2344	14,80	15
4	0	0	0		3168	3125	20,28	20
5	4,5	+ 0,5	+ 0,408	1584				
6	5,5	+ 1,5	+ 1,225	3897	2313	2344	14,80	15
7	6,5	+ 2,5	+ 2,041	4794	897	937	5,74	6
	7,5*	+ 3,5	+ 2,858	4979	185	156	1,18	1
		+ 4,5	+ 3,674	4999	20	0	0,13	0

Nun bestimmen wir die theoretische Frequenzziffer für die symmetrischen Glieder (Klassen) 3 und 5 derselben Binomialreihe $(1 + 1)^6$. Ihre Grenzen, in Standardwerten ausgedrückt, lassen sich leicht bestimmen. Sie liegen bei $\pm (0,40826 \sigma + 0,81653 \sigma)$, d. h. bei $\pm 1,22479 \sigma$. Laut Tabelle liegen zwischen der 0-Ordinate und der 1,225 σ -Ordinate im Areal der Normalkurve 3897 Flächeneinheiten. Bis zur 0,40826 σ -Ordinate lagen 1584 Einheiten. Folglich liegen zwischen der 0,40826 σ -Ordinate und der 1,22479 σ -Ordinate $3897 - 1584 = 2313$ Flächeneinheiten. Die tatsächliche Frequenz dieser Klassen in der entwickelten Reihe $(1 + 1)^6$ war in Prozehntausendsteln 2344. Und in derselben Weise berechnen wir die theoretischen Zahlen für die übrigen Glieder (Klassen) der Binomialreihe, immer in Prozehntausendsteln ausgedrückt. Die Berechnung wird durch vorstehende Tabelle (S. 292) illustriert.

Wir sehen aus dieser Zusammenstellung auch, daß bei der Berechnung der theoretischen Klassenfrequenz sich diesseits der Klasse 1 und jenseits der Klasse 7 ja noch 21 Flächeneinheiten (im Areal der Normalkurve) befinden, während das Areal des Variationspolygons $(1 + 1)^6$ mit den Grenzen dieser Klassen abgeschlossen ist.

Berechnen wir in derselben Weise die theoretische Frequenz für die Binomialreihe $(1 + 1)^{10}$, so erhalten wir:

Klassen	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
Effektive Frequenz														
pro 1024	0	1	10	45	120	210	252	210	120	45	10	1	0	$n = 1024$
Effektive Frequenz														
pro 10 000 rund		9,8	97,7	439,5	1171,9	2050,8	2460,9	2050,8	1171,9	439,5	97,7	9,8	0	$n = 10000$
Theoretische Frequenz pro 10000														
rund	2,5	19,7	92	454,9	1144,5	2045,2	2482,3	2045,2	1144,5	454,9	92	19,7	2,5	$n = 10000$

JOHANNSEN hat die theoretische Frequenz pro 10 000 für die Binomialreihe $(1 + 1)^{20}$ ausgerechnet. Sie ist in der unteren Reihe der folgenden Zusammenstellung angegeben, die effektive Frequenz pro 10 000 in der oberen.

	2	11	46	148	370	739	1201	1602	1762	1602	1201	739	370	148	46	11	2	
1	3	14	51	150	369	730	1193	1602	1774	1602	1193	730	369	150	51	14	3	1

Vergleichen wir die effektiven (empirischen) Frequenzzahlen pro 10 000 mit den theoretisch berechneten der entsprechenden Klassen der „Normalkurve“ $(1 + 1)^\infty$, in Prozehntausendsteln ausgedrückt, so konstatieren wir, daß die Annäherung um so größer wird, je mehr die Gesamtzahl der Einheiten (Gesamtfrequenz) zunimmt und je größer die Zahl der Glieder (Klassen) der Reihe wird. Hätten wir die Frequenzzahlen für die Binomialreihe $(1 + 1)^{40}$ berechnet, so könnten wir feststellen, daß die Annäherung der effektiven Frequenzzahlen an die theoretischen noch viel beträchtlicher geworden ist, so groß, daß der Unterschied fast außer Betracht fällt. Fassen wir die Gesamtzahl der Zahleneinheiten als eine beobachtete und untersuchte biologische Population auf, die Glieder als Klassen, den Klassenspielraum als 1, so können wir sagen, die Annäherung an die theoretische binomiale Variantenverteilung wird um so größer, je größer die Zahl

der beobachteten Fälle oder kurz gesagt, je größer die Erfahrung ist. Die Zuverlässigkeit, mit der die empirische Frequenz einer Klasse die theoretische repräsentiert, nimmt also mit zunehmender Vergrößerung der Population zu.

So können wir die Klassenfrequenzen jeder beliebigen empirischen Variationsreihe vergleichen mit den theoretischen Frequenzen, die sich mit Hilfe der Tabelle leicht berechnen lassen. Wir können selbstverständlich auch, anstatt die empirische Reihe der Klassenfrequenzen mit der theoretischen zu vergleichen, die empirische Aufzählungsreihe der entsprechenden theoretischen gegenüberstellen. Aus der ersteren läßt sich ja die letztere (vergl. S. 217) leicht berechnen.

Die Mathematiker haben noch andere Tabellen aufgestellt, in welchen man die theoretischen „Klassenfrequenzen“ für irgendeinen Punkt der Abszissenachse der Normalkurve ohne weiteres erfahren kann. Eine solche Tabelle findet sich im Anhang. Sie ist noch bequemer als die zuerst benutzte, weil man die Werte nicht erst auszurechnen braucht, sondern einfach abliest. Sie ist in erster Linie für Ganzvarianten bestimmt und gibt die Länge (Höhe) der Ordinaten auf irgendeinem Punkte der Abszissenachse für die Normalkurve an, d. h. mit anderen Worten, die Frequenz der Klasse, die durch die Ordinate repräsentiert ist. Speziell

unsere Tabelle gibt die Höhe aller Ordinaten für die $\frac{\alpha}{\sigma}$ -Punkte der Abszissenskala für Hundertstel von α , das heißt hier für Hundertstel der Standardabweichung σ an, also für die Punkte $\pm 0,01 \sigma$, $\pm 0,02 \sigma$, $\pm 0,03 \sigma$ usw. Die Länge der Mittelordinate (die ja zugleich hier Gipfelordinate ist), ist dabei als 100 angenommen. Wir teilen also die Gipfelordinate in 100 Einheiten ein und erhalten so die Ordinaten-skala. Die Ordinate über dem Abszissenpunkt $0,1 \sigma$ erhält dann eine Höhe von 99,5 Einheiten, die Ordinate über dem Abszissenpunkt $0,2 \sigma$ die Höhe 98, die $0,8 \sigma$ -Ordinate die Höhe 72,6 usw. Die Höhe der Ordinate des Abszissenpunktes $2,17 \sigma$ beträgt 9,5 usw. Auf jeder Abszissenskala läßt sich also mit der größten Leichtigkeit eine Normalkurve konstruieren, indem man ihre Einheit als $0,1 \sigma$ oder als $0,01 \sigma$ annimmt, für die Gipfelordinate eine beliebige absolute Länge (Höhe) wählt, diese Ordinate in 100 Teile einteilt und dann für jede einzelne Ordinate auf der Ordinaten-skala den Wert markiert. — Ich brauche aber weder eine neue besondere Abszissen- noch eine neue besondere Ordinaten-skala zu konstruieren, sondern ich verwende einfach die Skalen unseres Schemas der Normalkurve. Die Punkte 1, 2, 3 der Abszissenskala bezeichnen Standardabweichungen σ , die dazwischen liegenden Punkte bezeichnen Zehntel der Standardabweichung, $0,1 \sigma$. Die Gipfelordinate ist hier in 400 Einheiten eingeteilt. Diese Einteilung hat ihren guten Grund; denn wir ersehen aus unserer früheren Tabelle für Klassenvarianten, daß die Ordinaten sich bei einer Population von 10 000 Varianten um so mehr diesem Werte annähern, je mehr sie sich der Mittel- oder Gipfelordinate nähern. So repräsentiert die Ordinate der Klasse $0,0 \sigma - 0,1 \sigma$ 398 Ordinateneinheiten (Elementarrechtecke), die Ordinate einer Klasse $0,0 \sigma - 0,01 \sigma$ aber schon ziemlich genau 40 Einheiten oder, auf die Höhe der ersteren Ordinate bezogen, 400 Einheiten. — Es bietet aber nicht die geringste Schwierigkeit, diese 400 Ein-

heitenskala der Ordinatenachse zu verwenden. Wir müssen nur beim Gebrauche unserer Ordinaten-tabelle entweder die gefundene Zahl mit 4 multiplizieren, um sie unserer Ordinaten-skala anzupassen, oder wir können die Zahlen 50, 100, 150, 200, 250, 300, 350, 400 auf unserer Ordinaten-skala durch 4 dividieren und also an ihrer Stelle die Zahlen 12,5, 25, 37,5, 50, 62,5, 75, 87,5, 100 setzen. Das erstere ist natürlich bequemer. — Der Leser mag nun an der Hand unserer neuen Tabelle prüfen, ob die Zeichnung der Normalkurve richtig ist, oder er mag, umgekehrt, indem er die Höhe der Ordinaten mißt, kontrollieren, ob die in der Tabelle angegebenen Werte zutreffen. Er findet beispielsweise in der Tabelle für die Ordinate der Standardabweichung die Länge von 60,65. Mit 4 multipliziert macht das 242,60. Nun errichtet er diese Ordinate und gibt ihr die an der Skala gemessene Länge von ca. 243. Er überzeugt sich dann, daß die Kurve die Ordinate gerade in dieser Höhe schneidet.

Es ist uns nun klar, wie wir die Tabelle für die Berechnung der theoretischen Frequenz irgendeiner Klasse von Ganzvarianten irgendeiner empirischen Population verwenden können, deren Abstand a vom Mittelwert M ($M = 0$) wir in Standardwerten ausgerechnet haben. Daß wir auch irgendeine Population von Klassenvarianten wie eine solche von Ganzvarianten behandeln können, ist uns schon bekannt.

Wie habe ich nun die graphische Darstellung der „empirischen“ symmetrischen Polygone der graphischen Darstellung des idealen Polygons $(1 + 1)^x$, d. h. der Normalkurve, anzupassen? Die Sache liegt für symmetrische Polygone einfach. Ich habe zunächst die Abszissenachsen der beiden Polygone mit ihrer Skala so zur Deckung zu bringen, daß der Punkt des Mittelwertes, der 0-Punkt M , des einen exakt auf den 0-Punkt M des andern zu liegen kommt. Dann fallen auch die Schwerpunktordinaten, die Gipfelordinaten beider Polygone, zusammen. Die Einheiten der Abszissenskala werden gleich groß gemacht. Sie stellen Standardabweichungseinheiten dar. Auch die Einheiten der Ordinaten-skala werden gleich groß gemacht.

Wie man das Normalpolygon, die Normalkurve, annähernd exakt konstruiert, wissen wir schon; wir haben das oben S. 267, 289, 290 ausführlich besprochen. Versuchen wir jetzt, der Normalkurve ein symmetrisches empirisches Polygon anzupassen. Wir nehmen wiederum an, dasselbe habe die Variationsreihe 1 6 15 20 15 6 1 darzustellen. Diese entspricht bekanntlich der entwickelten Reihe des Binomiums $(1 + 1)^6$.

Wir drücken zunächst die Klassenfrequenzen wieder in Zehntausendsteln aus. $n = 10\,000$. Dann erhalten wir

Klassen	1	2	3	4	5	6	7
Frequenz in pro 10 000	156	937	2344	3125	2344	937	156

Die Standardabweichung ist $\pm 1,225$. Der Klassenspielraum (wenn wir die Population als eine solche von Klassenvarianten auffassen) ist $= 1$. Wir müssen nun die Klassengrenzen auf unserer Abszissenskala eintragen. Diese ist in 0,1 σ -Einheiten eingeteilt. Jede Einheit entspricht

dem zehnten Teil der Standardabweichung $= \frac{\sigma}{10}$. Um die Klassengrenzen auf unserer Abszissenskala eintragen zu können, muß ich nun offenbar zunächst den Standardwert des Klassenspielraums berechnen. Er ist $\frac{\alpha}{\sigma} = \frac{1}{1,225} = 0,8163 \sigma$. Die untere Grenze der Mittelklasse liegt also offenbar auf unserer Skala bei rund $-0,408 \sigma$, die obere bei rund $+0,408 \sigma$. Das alles wissen wir schon. Ich markiere nun diese Punkte auf der Skala und errichte auf ihnen Ordinaten (Fig. 85, S. 297). Welche Höhe muß ich nun dem Klassenrechteck geben, das ich auf der Basis $-0,408 + 0,408$ errichte? Da die Einheit der Abszissenskala $= 1 \sigma$ ist, wir aber den Klassenspielraum mit $0,816 \sigma$ abgesteckt haben, die Basis des Rechteckes also anstatt $0,1 \sigma$ $0,816 \sigma$ ist, so würden wir nach unsern früheren Ausführungen (S. 286 ff., 290 ff.) in jeder Klasse eine 8,16mal zu große Frequenz oder, was dasselbe sagen will, unter Anwendung der gleichen Skala, eine 8,16mal zu große Höhe des Klassenrechteckes, verglichen mit den Klassenhöhen unserer Zeichnung der Normalkurve, erhalten. Mit anderen Worten, wir müssen die Klassenfrequenzen unserer Variantenklassen durch 8,16 dividieren, um die unserer Ordinatenskala entsprechenden Höhen der Klassenrechtecke zu erhalten. Führen wir diese Rechnung aus.

	M							
Klassen	1	2	3	4	5	6	7	
Klassengrenzen	0,5	1,5	2,5	3,5	4,5	5,5	6,5	7,5
Abstand der Klassengrenzen (α) von M	-3,5	-2,5	-1,5	-0,5	+0,5	+1,5	+2,5	+3,5
α in Standardwerten $\frac{\alpha}{\sigma}$ ausgedrückt	-2,86	-2,04	-1,224	-0,408	+0,408	+1,224	+2,04	+2,86
Klassenfrequenz pro 10 000 (Einheiten unserer Ordinatenskala) . .	156	937	2344	3125	2344	937	156	
Durch 8,16 dividiert = Höhen der Klassenrechtecke in unserer Ordinatenskala	19	114	287	383	287	114	19	
(Die theoretischen Frequenzen waren	185	897	2312	3169	2312	897	185	
Durch 8,16 dividiert = theoretische Höhen der Klassenrechtecke rund	23	110	283	388	283	110	23)	

Wir markieren nun auf unserer Ordinatenskala möglichst genau die Punkte 19, 114, 287 und 383, ziehen die entsprechenden Senkrechten gegen die Ordinaten der Klassengrenzen und erhalten so die Decklinien der Klassenrechtecke.

Die Figur 85, S. 297 ist nach diesem Verfahren hergestellt.

Ich kann natürlich sofort dieses Treppenpolygon in ein gewöhnliches Kurvenpolygon verwandeln, wenn ich die Mittelpunkte der Decklinien der Klassenrechtecke durch gerade Linien verbinde, oder ich kann von Anfang an das letztere Polygon konstruieren, wenn ich für jede Klasse die Mittelordinate errichte, ihr die für das Klassenrechteck ausgerechnete Höhe gebe und die oberen Enden dieser Mittelordinaten durch gerade Linien verbinde.

Zum Vergleich kann ich anstatt der Normalkurve das den theoretischen Höhen der Klassenrechtecke entsprechende theoretische Polygon für unsere sieben Variantenklassen, also das spezielle theoretische Polygon für $(1 + 1)^6$, konstruieren. Vergl. S. 292 und oben die theoretische Frequenzreihe.

Nachdem wir gelernt haben, irgendein symmetrisches, empirisches Variationspolygon einem entsprechenden theoretischen Variationspolygon oder der Normalkurve anzupassen, wird uns die Anpassung irgendeines *a s y m m e t r i s c h e n* Variationspolygons, das sich einigermaßen einem Binomialpolygon nähert, also „monotypisch“ ist, nicht schwer fallen.

Nach kurzer Überlegung wird uns klar werden, daß wir auch hier die Anpassung vom Mittelwert M als dem 0-Punkte aus vornehmen müssen, von dem aus alle Klassenabweichungen zu berechnen sind. Wir müssen zunächst die Schwerpunktsordinate des empirischen Polygons mit der Schwerpunktsordinate der Normalkurve zum Klappen bringen. Als Beispiel wählen wir das Variationspolygon der 703 Skagener Steinbutten, die auf die Variation der Zahl der Schwanzflossenstrahlen untersucht wurden. Wir behandeln diese Ganzvarianten zunächst als

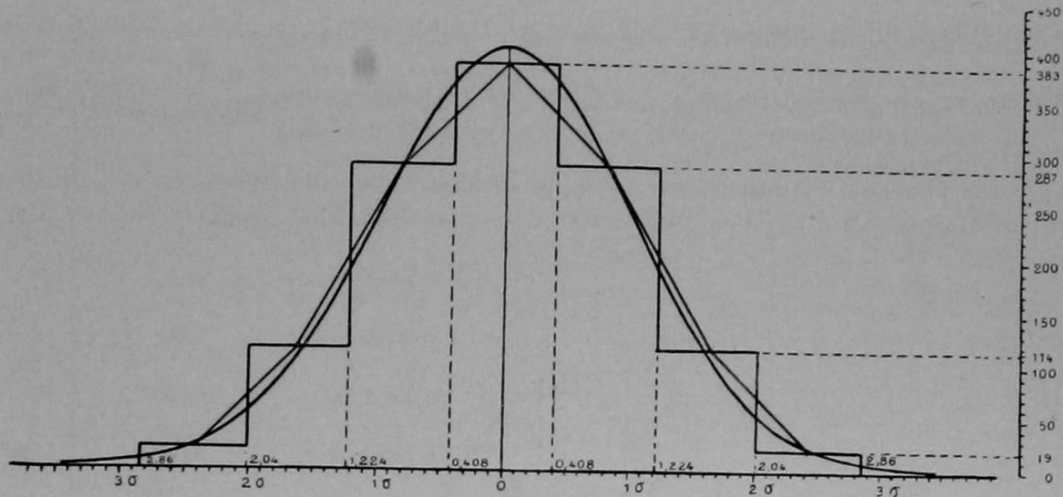


Fig. 85.

Die ideale Variationskurve (Normalkurve) in der JOHANNSENSchen Form, mit dem ihr angepaßten Treppenspolygon und dem Ordinatenpolygon der binomialen Frequenzreihe 1, 6, 15, 20, 15, 6, 1. $(1 + 1)^6$.

Klassenvarianten. Wir fanden schon früher (S. 276—278) folgende Werte für die Konstanten. Durchschnittliche Strahlenzahl $M = 53,67$. Standardabweichung $\sigma = 2,13$.

Wir richten also die Anlage des Variantenpolygons der Flossenstrahlen unserer Steinbuttpopulation (Fig. 86, S. 298) so ein, daß die über ihrem Mittelwert ($M = 53,67$) errichtete Schwerpunktsordinate sich mit der Schwerpunktsordinate der Normalkurve deckt. Bei beiden bildet M den Ausgangspunkt, von dem aus wir die Klassenabweichungen berechnen.

Zunächst müssen wir die empirischen Klassenfrequenzen (Klassenspielraum = Klassenabstand = 1) auf eine Gesamtpopulation von 10 000 beziehen, in pro 10 000 ausdrücken, und wir erhalten sodann folgende Reihen:

Klassen	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61
Klassenfrequenz pro 703	5	2	13	23	58	96	134	127	111	74	37	16	4	2	1
Klassenfrequenz pro 10 000 rund	71	28	185	327	825	1365	1906	1806	1578	1052	526	228	57	28	14

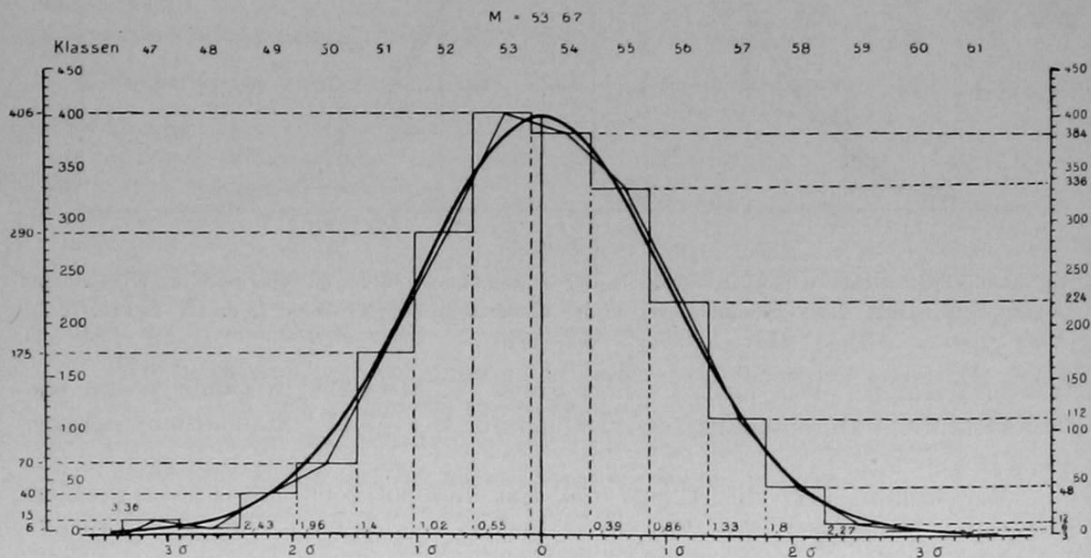
Wir bestimmen jetzt die Standardwerte der Klassengrenzen, die bei 46,5 47,5 48,5 49,5 usw. liegen. Die Standardabweichung $\sigma = 2,13$. Der Standardwert der Klassengrenzen (des Klassenspielraums) ist somit $\frac{1}{\sigma} = 0,469$.

Es handelt sich zunächst darum, die Grenzen derjenigen Klasse auf der Abszissenachse zu markieren, in welcher der Mittelwert liegt, denn von diesem Punkte aus, als dem 0-Punkte, berechnen wir die Distanzen der Klassengrenzen, in Standardabweichungswerten ausgedrückt.

Der Mittelwert $M = 53,67$ liegt offenbar in der Klasse 54 zwischen den Grenzen 53,5 und 54,5. Und zwar ist die Klassengrenze 53,5 $- 0,17$, die Klassengrenze 54,5 $+ 0,83$ von dem Mittelwert entfernt oder in Standardwerten $\left(\frac{a}{\sigma}\right)$ ausgedrückt:

es findet sich die Klassengrenze 53,5 in einer Distanz von $-\frac{0,17}{2,13} = -0,08 \sigma$ vom Mittelwert, die Klassengrenze von 54,5 in einer Distanz von $+\frac{0,83}{2,13} = 0,39 \sigma$ vom Mittelwert.

Die letzten Einheiten unserer Abszissenskala haben den Wert von $0,1 \sigma$. Die untere Grenze der Klasse 54 (bei $-0,08 \sigma$) ist also ein klein wenig rechts ($\frac{1}{5}$ der



($M = 0$) und $0,39 \sigma$ auf der Plusseite zusammen $0,47 \sigma$ oder 4,7 Einheiten unserer Skala aus.

Die übrigen Klassengrenzen finden wir nun leicht.

Die untere Grenze (52,5) der Klasse 53 liegt auf unserer Skala bei dem Punkte $-0,08 \sigma$ weniger dem Standardwert eines ganzen Klassenspielraums, d. h. $-0,469 \sigma$, also bei $-0,549$ oder rund $-0,55 \sigma$.

Die untere Grenze (51,5) der Klasse 52 liegt auf unserer Skala bei dem Punkte $-0,549 \sigma$ weniger dem Standardwert eines ganzen Klassenspielraums, d. h. $-0,469 \sigma$, also bei $-1,018 \sigma$ oder rund $-1,02 \sigma$ usw.

Die obere Grenze (55,5) der Klasse 55 liegt auf unserer Skala bei dem Punkte $+0,39 \sigma$ plus dem Standardwert eines ganzen Klassenspielraums also $+0,469 \sigma$, mithin bei $+0,859$, das heißt 8,59 Einheiten unserer Skala rechts vom 0-Punkte M usw.

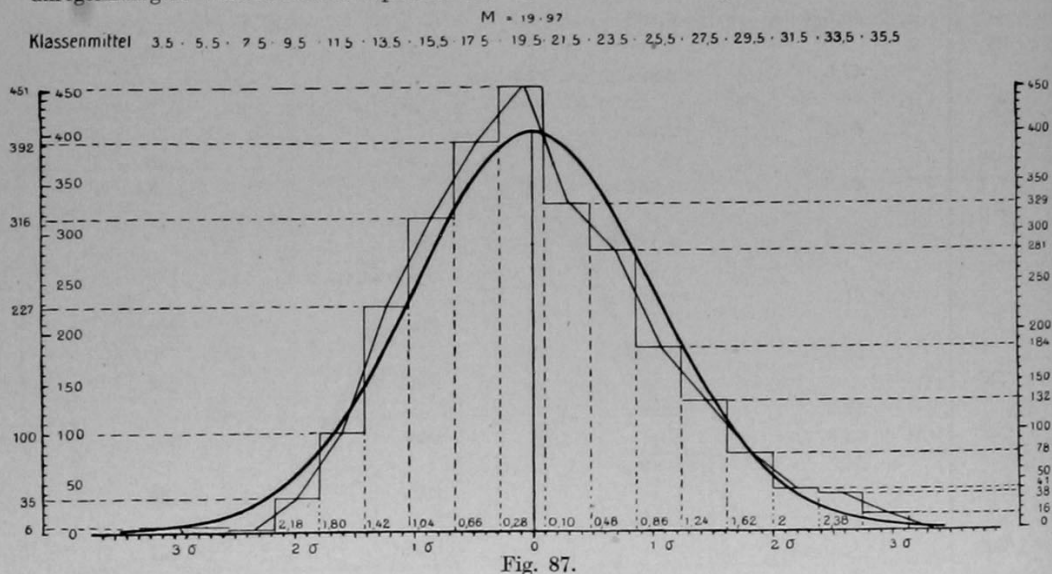
Klassen	Klassengrenzen	Abweichungen a (von M) der Klassen- grenzen in Standard- werten	Klassenfrequenz in pro 10 000	Dividiert durch 4,7. Höhe der Klassenrecht- ecke in Einheiten der Ordinatenskala
	46,5	$-3,363 \sigma$		
47			71	15
	47,5	$-2,894 \sigma$		
48			28	6
	48,5	$-2,425 \sigma$		
49			185	40
	49,5	$-1,956 \sigma$		
50			327	70
	50,5	$-1,487 \sigma$		
51			825	175
	51,5	$-1,018 \sigma$		
52			1365	290
	52,5	$-0,549 \sigma$		
53			1906	406
	53,5	$-0,08 \sigma$		
54	$M = 53,67$	0	1806	384
	54,5	$+0,39 \sigma$		
55			1578	336
	55,5	$+0,859 \sigma$		
56			1052	224
	56,5	$+1,328 \sigma$		
57			526	112
	57,5	$+1,797 \sigma$		
58			228	48
	58,5	$+2,266 \sigma$		
59			57	12
	59,5	$+2,735 \sigma$		
60			28	6
	60,5	$+3,204 \sigma$		
61			14	3
	61,5	$+3,673 \sigma$		

In der Tabelle (S. 299) finden sich alle Klassengrenzen in Standardwerten ausgerechnet.

Wir errichten jetzt (Fig. 86) über den Klassengrundlinien die Klassenrechtecke. Wir wissen, wie man ihre Höhe berechnet. Man muß, da wir die Basis 10mal zu klein genommen haben (wir haben als Einheit der Skala $0,1 \sigma$ anstatt 1σ angenommen), die Klassenfrequenzen (in Prozehntausendsteln ausgedrückt) durch $10 \times 0,469$ ($0,469$ ist ja der Standardwert des Klassenspielraumes), also durch $4,69$ dividieren, sonst wird das Klassenrechteck verglichen mit der Normalkurve $4,69$ mal zu hoch. Diese Rechnungen sind ebenfalls in der vorstehenden Tabelle mit $4,7$ (anstatt $4,69$) als Divisor durchgeführt.

In der vorstehenden Abbildung (Fig. 86) sind die Höhen der Klassenrechtecke nach den gewonnenen Werten eingetragen und das empirische Treppenvolygon, wie auch das empirische Kurvenpolygon konstruiert. Die Anpassung an die Normalkurve zeigt, daß die Asymmetrie der empirischen Kurve nur gering und überhaupt die Abweichung nicht erheblich ist.

Wir wollen schließlich noch ein etwas stärker asymmetrisches Variationspolygon, welches eine unregelmäßigere Variationsreihe repräsentiert, der Normalkurve anpassen und wählen zu diesem



Treppen- und Winkelpolygon für 975 Längenvarianten einer Kiesprobe der Normalkurve angepaßt.

Zwecke die Kiespopulation von 975 Längenvarianten, in Klassen von 2 mm Spielraum eingeteilt (Fig. 87). Die durchschnittliche Länge, der Mittelwert M der Länge, betrug 19,97 mm, die Standardabweichung wurde berechnet zu $\pm 5,266$ mm, somit ist der Standardwert des Klassenspielraumes $= \frac{a}{\sigma} = \frac{2}{5,266}$

$= 0,3798 \sigma$ oder rund $0,38 \sigma$. Die untere Grenze der Mittelklasse 19,5 ist bei 18,5 mm, die obere bei 20,5 mm. Also ist die untere Grenze $-1,47$ mm vom Mittelwert M entfernt, die obere $+0,53$ mm.

Der Klassenspielraum ist ja 2 mm. Die untere Grenze $-1,47$, in Standardwerten $\frac{a}{\sigma}$ ausgedrückt, ist

$= -\frac{1,47}{5,266} = \text{rund } -0,28 \sigma$; die obere Grenze $+0,53$, in Standardwerten ausgedrückt, ist $= \frac{0,53}{5,266}$

$= +0,10$. Die übrigen Klassengrenzen lassen sich leicht bestimmen, da wir ja den Standardwert des Klassenspielraumes mit $0,38 \sigma$ berechnet haben. Die Population von 975 Varianten müssen wir natürlich auch hier auf eine Gesamtpopulation von 10000 beziehen und die Klassenfrequenzen in Zehntausendsteln ausdrücken. Diese Klassenfrequenzen in pro 10 000 ausgedrückt, müssen durch $10 \times 0,38 = 3,8$ dividiert werden, um die Höhe der Klassenrechtecke in Einheiten der Ordinatenkala unserer Normalkurve ausgedrückt zu bekommen. — Alles ausgerechnet, erhalten wir folgende Aufstellung:

	$M = 19,97$																	
Variantenklassen mm	3,5	5,5	7,5	9,5	11,5	13,5	15,5	17,5	19,5	21,5	23,5	25,5	27,5	29,5	31,5	33,5	35,5	
Frequenz, absolut . .	2	2	1	13	37	84	117	145	167	122	104	68	49	29	15	14	6	
Frequenz pro 10000 in ganzen Zahlen . . .	21	21	10	133	380	862	1200	1488	1713	1252	1067	698	503	297	154	144	61	
Abweichungen α der Klassengrenzen in Standardwerten $\frac{\alpha}{\sigma}$	-3,32	-2,94	-2,56	-2,18	-1,80	-1,42	-1,04	-0,66	-0,28	+0,10	+0,48	+0,86	+1,24	+1,62	+2,00	+2,38	+2,76	+3,14
	$M = 0$																	
Höhen der Klassen- rechtecke	6	6	3	35	100	227	316	392	451	329	281	184	132	78	41	38	16	

Diese Tabelle liefert uns alles, was wir zur Konstruktion der der Normalkurve angepaßten empirischen Variationskurve unserer Kiespopulation brauchen. Sie ist in der Fig. 87 als Treppenvolygon und auch als gewöhnliches Eckenpolygon dargestellt. Wir sehen, die Abweichung von der Normalkurve im allgemeinen und die Asymmetrie im speziellen sind bedeutend größer als beim vorhergehenden Beispiel. Der Gipfel ist beträchtlich höher als bei der Normalkurve.

E. Die Zuverlässigkeitsbestimmungen der Variabilitätsmasse.

XXXII. Zur Orientierung. Das Quartil als wahrscheinliche Abweichung, wahrscheinlicher Fehler einer beliebigen Einzelvariante. Die Quartilstandardabweichungsrelation $\frac{Q}{\sigma}$.

Die Zuverlässigkeitsbestimmungen haben in der Biometrik eine große Bedeutung. Ohne sie ist ein, wir möchten sagen abschließendes, Urteil über den zur Untersuchung stehenden Charakter einer Population nicht möglich. Sie sind z. B. unerlässlich, um darüber Gewißheit zu bekommen, ob Differenzen zwischen Populationen, die wir miteinander vergleichen wollen, und die sich bei der Berechnung irgendeines Variationsmaßes, des Mittelwertes oder des Quartils oder der Standardabweichung herausgestellt haben, in zuverlässiger Weise als der Ausdruck tatsächlicher Unterschiede im Charakter der Populationen betrachtet werden dürfen. Die Zuverlässigkeitsbestimmung sagt uns, wie groß die Zuverlässigkeit (oder Unzuverlässigkeit), wie groß die Sicherheit (oder Unsicherheit) ist, mit welcher der für eine Population von n -Varianten bestimmte Mittelwert oder die Standardabweichung usw. wirklich den wahren Charakter der betreffenden Organismengruppen repräsentiert.

Es ist nützlich, zunächst auf die Bedeutung des GALTON'schen Quartils und der Standardabweichung zurückzukommen (vgl. S. 219, 270 ff.). Für das Quartil hatten wir die Formel $Q = \frac{q_3 - q_1}{2}$. Diese Formel gibt die untere und

die obere Grenze der Hälfte der Varianten einer Population an, mit dem Mittelwert als Zentrum. Wir haben das Quartil auch als „wahrscheinliche Abweichung“ oder „wahrscheinlichen Fehler“ irgendeiner beliebigen Einzelvariante bezeichnet. Damit will man nur sagen, daß, wenn man aufs Geratewohl irgendeiner Population eine Variante entnimmt, die Wahrscheinlichkeit von vornherein gleich groß ist, daß diese Einzelvariante innerhalb oder außerhalb der Grenzen $\pm Q$ liegt. Die Wahrscheinlichkeit ist für jede Alternative 0,5. Die Wahrscheinlichkeit, daß die Variante innerhalb der Grenzen $M + Q$ liegt, ist $\frac{1}{4} = 0,25$. Ebenso ist die Wahrscheinlichkeit 0,25, daß eine beliebige Variante innerhalb der Grenzen $M - Q$, oder jenseits der Grenze $+ Q$, oder diesseits der Grenze $- Q$ liegt.

Kennt man also Mittelwert und Quartil, so kann man mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit sagen, wie weit irgendeine beliebige Variante vom Mittelwert entfernt ist. Oder mit anderen Worten, man kann die Zuverlässigkeit bestimmen, mit welcher irgendeine planlos, aufs Geratewohl, zufällig herausgenommene Variante den Mittelwert repräsentiert.

Wenn man also, falls der Mittelwert und das Quartil bekannt sind, mit einem gewissen Grad von Zuverlässigkeit bestimmen kann, innerhalb welcher Grenzen eine beliebige Variante liegen muß, so kann man umgekehrt, wenn das Quartil gegeben und eine Variante bestimmt ist, mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit angeben, innerhalb welcher Grenzen der Mittelwert aller Varianten liegen muß. Die Wahrscheinlichkeit, daß M innerhalb der Grenzen $V \pm Q$ liegt, ist gleich groß, wie die Wahrscheinlichkeit, daß sie außerhalb dieser Grenzen liegt, und zwar gleich 0,5.

Wir wissen, daß die Hälfte aller Varianten einer Population, also 50% derselben, innerhalb der Grenzen $M \pm Q$, die andere Hälfte außerhalb dieser Grenzen liegt.

Können wir nun auch berechnen, wie viele Varianten innerhalb der Grenzen $M \pm 2Q$ oder $M \pm 3Q$ (überhaupt für beliebige Produkte von Q) liegen? Wir bejahen diese Frage für Populationen, deren Variantenverteilung monotypisch ist, sich einigermaßen derjenigen des Binomiums $(1 + 1)^n$ annähert, deren Variationskurven also eingipflig und nicht zu stark asymmetrisch sind. Denn wir erinnern uns, daß wir ja eine Tabelle besitzen (im Anhang), welche für jeden Abstand a von M die Zahl der Varianten pro 10 000 angibt, die sich in dem zugehörigen Areal der Normalkurve vorfinden. Die Abstände sind in Standardwerten angegeben. Es handelt sich also nur darum, den Standardwert von Q , d. h. $\frac{Q}{\sigma}$ zu bestimmen. Wir benutzen zu diesem Zwecke die theoretische Reihe, welche der auf 10 000 Varianten reduzierten entwickelten Reihe des Binomiums $(1 + 1)^{20}$ entspricht. Von den nachstehend angeführten Reihen ist die obere Reihe diejenige, welche dem Binom $(1 + 1)^{20}$ auf die Gesamtsumme n von 10 000 reduziert entspricht. Die Reihe zählt 21 Glieder (Klassen). Allein die beiden extremen Minus- und die beiden extremen Plusklassen haben eine so geringe Frequenz (sind so klein), daß wir sie vernachlässigen können. Die untere „theoretische“ Reihe ent-

spricht dem Binom $(1 + 1)^\infty$ auf die Gesamtsumme $n = 10\,000$ reduziert und diese 10 000 Varianten auf die Klassen der oberen Reihe verteilt.

\pm -Klassen	-9	-8	-7	-6	-5	-4	-3	-2	-1	0	+1	+2	+3	+4	+5	+6	+7	+8	+9
Frequenzen $(1+1)^{20}$		2	11	46	148	370	739	1201	1602	1762	1602	1201	739	370	148	46	11	2	
Frequenzen $(1+1)^\infty$	1	3	14	51	150	369	730	1193	1602	1774	1602	1193	730	369	150	51	14	3	1

Die Berechnung von Q , in Klassenspielräumen (der Klassenspielraum = 1) ausgedrückt, ist nun hier bei dieser völlig symmetrischen Verteilung sehr leicht. $-Q$ entspricht demjenigen Abstand auf der linken Seite, der Minusseite, von M , bis zu welchem 2500 Varianten vorkommen. $+Q$ entspricht dem Abstand von M auf der rechten Seite, bis zu welchem 2500 Varianten vorkommen. Die Klassengrenzen liegen von M aus gerechnet, mit M als 0-Punkt, bei $\pm 0,5$, $\pm 1,5$, $\pm 2,5$ usw. Bis $+0,5$ finden sich $\frac{1774}{2}$ Varianten (die Hälfte der Varianten der Mittelklasse) = 887. Ebenso viele finden sich von M bis $+0,5$. Von $+0,5$ bis $+1,5$ finden sich 1602 Varianten. Also von M ($= 0$) bis $+1,5$ finden sich $1602 + 887 = 2489$ Varianten. Ebenso viele liegen zwischen M und $-1,5$. Es fehlen also nur noch 11 Varianten bis zur Grenze $+Q$ und ebenso viele bis zur Grenze $-Q$. Von $1,5$ bis zu $2,5$ (Klassenspielraum = 1) liegen nun 1193 Varianten. Wenn nun 1193 Varianten einen Klassenspielraum 1 bilden, wieviel beträgt dann der Spielraum für 11 Varianten?

$$1193 : 1 = 11 : x$$

$$x = \frac{11}{1193} = 0,0092$$

Der Spielraum für 11 Varianten dieser Klasse beträgt also 0,0092. Wenn der Abstand von M für 2489 Varianten auf der Plusseite von M wie auf der Minusseite 1,5 beträgt, so beträgt also der Abstand von M für 2500 Varianten, also für 11 Varianten mehr, $1,5 + 0,0092 = 1,5092$, und zwar sowohl auf der Minus- als auf der Plusseite. Dieser Abstand aber ist eben Q und zwar $+Q$ wie $-Q$.

Jetzt können wir den Standardwert $\left(\frac{Q}{\sigma}\right)$ für Q bestimmen, σ wurde früher (S. 275) für die Binomialreihe $(1 + 1)^{20}$ bestimmt als $\pm 2,236$. $\frac{Q}{\sigma}$ ist also $= \frac{1,5092}{2,236} = 0,6749$. Eine noch genauere Berechnung würde 0,6745 ergeben.

Die beiden Werte Q und σ sind in Reihen, welche der Binomialformel $(a + b)^n$ entsprechen, genau gleich zuverlässig und stehen in einem ganz bestimmten Verhältnis zueinander. Dieses Verhältnis ist die Quartilstandardabweichungsrelation $\frac{Q}{\sigma} = 0,6745$. Man kann diese auch die theoretische Quartilstandardrelation

nennen. Wenn $\frac{Q}{\sigma} = 0,6745$ ist, so ist selbstverständlich $Q = 0,6745 \sigma$. Mit anderen Worten, wir erhalten Q , indem wir σ mit 0,6745 multiplizieren. Bei Variationsreihen, die sich der binomialen Verteilung annähern, können wir offenbar ohne großen Fehler die theoretische Quartilstandardrelation benutzen, um, wenn die

Standardabweichung bekannt ist, das „theoretische“ Quartil zu bestimmen. JOHANNSEN berechnete bei einer Bohnenpopulation σ als 2,709 mm. Daraus das „theoretische“ Quartil somit $0,6745 \times 2,709 = 1,827$ mm. Das tatsächliche, empirische Quartil, vermittelt der empirischen Aufzählungsreihe herausgefunden, betrug 1,861 mm. Bei unserer in 2 mm-Klassen eingeteilten Steinchenpopulation betrug die Standardabweichung 5,266 mm. Daraus das theoretische Quartil $Q = 0,6745 \times 5,266 = 3,55$ mm. Das empirische Quartil (S. 236) betrug 3,50 mm.

Indem wir Q als $0,6745 \sigma$ kennen gelernt haben, also als Standardwert ausgedrückt, können wir nun ohne weiteres unsere Tabelle benutzen, um zu erfahren, wie viele Varianten zwischen M und Q oder zwischen M und irgendeinem Produkt von Q liegen. Wir wissen schon, daß bei 10 000 Varianten die Strecke $M + Q$ 2500 Varianten enthält, die Strecke $M - Q$ ebenso viele. Das lag im Begriff des Quartils. Aber wir wollen jetzt doch zunächst prüfen, ob unsere Gleichung $Q = 0,6745 \sigma$ stimmt, und ob unsere Tabelle zuverlässig ist. Wir finden in unserer Tabelle für $\frac{\alpha}{\sigma} = 0,674$ die Zahl 2498 und für $\frac{\alpha}{\sigma} = 0,675$ die Zahl 2501, also für 0,6745 einen nahen Annäherungswert an 2500. In ausführlicheren Tabellen, in denen $\frac{\alpha}{\sigma}$ in vier oder mehr Dezimalstellen angegeben und das gesamte Kurvenareal zu 100 000 angenommen ist, finden wir für 0,674 die Zahl 24984 und für 0,675 die Zahl 25016, also für 0,6745 exakt die Variantenzahl 25 000.

Suchen wir auf der Tabelle die Zahl der Varianten auf einem dem Abstand $M - 2Q$ oder $M + 2Q$ entsprechenden Areal der Normalkurve auf, so finden wir $2Q = 2 \times 0,6745 \sigma = 1,349 \sigma$ und dem entsprechend 4113. Usw. Es fällt uns leicht, vermittelt der Tabellen die Zahl der Varianten für $3Q$, $4Q$, $5Q$ zu ermitteln. In der folgenden Tabelle finden sich die Zahlen für $\pm Q$, $\pm 2Q$ usw. verzeichnet. Man erhält diese durch Verdoppelung der für Q , $2Q$ usw. gewonnenen Zahlen, denn der Abstand von M bis zu $+Q$ ist natürlich gleich groß wie der Abstand von M bis zu $-Q$. Wenn in dem dem Abstände M von Q entsprechenden Areal 2500 Varianten pro 10 000 vorkommen, so kommen also in dem Areal $M \pm Q$ 5000 Varianten vor.

Spielraum	Standardwert des Spielraums	Zahl der Varianten innerhalb des Spielraums pro 10 000	Zahl der Varianten außerhalb des Spielraums pro 10 000
$M \pm Q$	$2 \times 0,6745 \sigma$	$2 \times 2500 = 5000$	5000
$M \pm 2Q$	$2 \times 1,349 \sigma$	$2 \times 4113,3 = 8226,6$	1773,4
$M \pm 3Q$	$2 \times 2,0235 \sigma$	$2 \times 4786 = 9572$	428
$M \pm 4Q$	$2 \times 2,6980 \sigma$	$2 \times 4965 = 9930$	70
$M \pm 5Q$	$2 \times 3,3725$	$2 \times 4996 = 9992$	8

Die Wahrscheinlichkeit, daß der Mittelwert höchstens $\pm 5Q$ von einer beliebig herausgenommenen Variante abweicht, ist also außerordentlich groß. Ich kann, um mit JOHANNSEN zu sprechen, 9992 gegen 8 wetten (Wahrscheinlichkeit $\frac{9992}{10000}$).

daß der Wert einer aufs Geratewohl herausgegriffenen Variante nicht weiter als $\pm 5 Q$ vom Mittelwert entfernt ist; ich kann 9930 gegen 70 wetten (Wahrscheinlichkeit $\frac{9930}{10000}$), daß er nicht ferner liegt als in einer Distanz von $\pm 4 Q$. Dagegen ist die Wahrscheinlichkeit nur 0,5, daß der Mittelwert von einer beliebigen Variante $\pm 1 Q$ entfernt ist.

Verallgemeinert versteht man unter dem wahrscheinlichen Fehler Q oder wF oder $E = 0,6745 \sigma$ irgendeiner Einzelbestimmung zwei Grenzwerte, von denen der eine auf der Plusseite, der andere auf der Minusseite des bestimmten Einzelwertes liegt. Die Wahrscheinlichkeit, daß der wirkliche Wert innerhalb dieser Grenzen liegt, ist ebenso groß, als die, daß er außerhalb liegt, nämlich $= 1:1$. Entfernen wir diese Grenzwerte auf die doppelte Distanz: $2 E$, so ist die Wahrscheinlichkeit, daß der wirkliche Wert innerhalb dieser erweiterten Grenzen liegt, viel größer und zwar, wie aus obiger Tabelle hervorgeht $= 8226,6 : 1773,4 = 4,64 : 1$ also mehr als $4\frac{1}{2}$ mal größer. So kann man folgende, der vorhergehenden entsprechende Tabelle aufstellen, welche die Wahrscheinlichkeit angibt, mit welcher der wirkliche Wert (der ideale Mittelwert) innerhalb der doppelten, dreifachen, vierfachen, überhaupt beliebig vergrößerten Grenzen des wahrscheinlichen Fehlers liegt.

Fehlergrenzen	Wahrscheinlichkeit	Fehlergrenzen	Wahrscheinlichkeit
$\pm 1 E$	1 : 1	$\pm 5 E$	1 249 : 1
$\pm 2 E$	4,64 : 1	$\pm 6 E$	ca. 19 200 : 1
$\pm 3 E$	22,36 : 1	$\pm 7 E$	„ 420 000 : 1
$\pm 4 E$	141,87 : 1	$\pm 8 E$	„ 17 000 000 : 1

Wir haben früher schon ausdrücklich hervorgehoben, daß die Biometriker übereinstimmend die Standardabweichung für ein besseres Maß der Variabilität halten als das Quartil. Man wird deshalb vorziehen, überall das Quartil durch die Standardabweichung zu ersetzen. Da Quartil und Standardabweichung bei binomialer Verteilung der Varianten in einem bestimmten Verhältnis, $\frac{Q}{\sigma} = 0,6745$, stehen, so kann man ja, wie wir schon wissen, jederzeit aus dem Standardwert den theoretischen Quartilwert berechnen, indem man den ersteren mit 0,6745 multipliziert.

Die nachfolgende Tabelle zeigt die Anzahl von Varianten innerhalb und

Spielräume	Standardwert des Spielraums	Zahl der Varianten innerhalb des Spielraums pro 10 000	Zahl der Varianten außerhalb des Spielraums pro 10 000
$M \pm 1 \sigma$	$2 \times \sigma$	$2 \times 3413 = 6826$	3174
$M \pm 2 \sigma$	$2 \times 2 \sigma$	$2 \times 4773 = 9546$	454
$M \pm 2,5 \sigma$	$2 \times 2,5 \sigma$	$2 \times 4937,9 = 9875,8$	124,2
$M \pm 3 \sigma$	$2 \times 3 \sigma$	$2 \times 4986,5 = 9973$	27
$M \pm 3,5 \sigma$	$2 \times 3,5 \sigma$	$2 \times 4997,7 = 9995,4$	4,6
$M \pm 3,9 \sigma$	$2 \times 3,9 \sigma$	$2 \times 4999,5 = 9999$	1
$M \pm 4,2 \sigma$	$2 \times 4,2 \sigma$	$2 \times 4999,9 = 9999,8$	0,2
			20

Arnold Lang, Experimentelle Vererbungslehre.

außerhalb von Arealen (Spielräumen) der Binomialkurve, deren Grenzen oberhalb und unterhalb M mit Standardabweichungseinheiten gemessen sind.

Wir kommen jetzt zu den eigentlichen Zuverlässigkeitsbestimmungen und lernen die Bedeutung der sogenannten mittleren oder wahrscheinlichen Fehler kennen. Zunächst

XXXIII. Der mittlere Fehler m des Mittelwertes.

Ich mache folgende Annahme. Ich sammle mehrere Jahre hindurch große Mengen von Fischen einer bestimmten Art eines und desselben Sees. Die betreffende Art kommt in dem See nur in einer genotypisch einheitlichen Sippe, in einem Biotypus, vor. Schließlich habe ich ein Riesenmaterial von 100 000 Fischen (Varianten) zu meiner Verfügung. $n = 100\,000$. Ich untersuche diese Population auf die Variabilität der Zahl der Flossenstrahlen der Schwanzflosse und bestimme den Mittelwert, M , die mittlere, durchschnittliche Zahl der Schwanzflossenstrahlen in dieser Riesenpopulation. Kein Zweifel: der so berechnete Mittelwert kann als ein so äußerst genauer Ausdruck der typischen, d. h. durchschnittlichen Strahlenzahl aller Fische dieses Biotypus, die leben und seit langem gelebt haben, gelten, daß er als dieser Typus selbst gelten kann. Die Zuverlässigkeit, mit der dieser aus 100 000 Varianten gewonnene Mittelwert den Zahlentypus der Flossenstrahlen der Art repräsentiert, ist eine fast absolute. Die Abweichung von dem Wert, den man erhalten hätte, wenn man eine Million Fische untersucht hätte, ist aller Wahrscheinlichkeit nach so gering, daß sie vielleicht nur ein Tausendstel oder noch weniger betragen würde.

Nehmen wir nun weiter an, nicht daß ein Forscher eine Population von 100 000 Fischen untersucht habe, sondern daß zehn Zoologen an der Arbeit waren, von denen ein jeder eine Population von 10 000 Fischen untersuchte und den Mittelwert für die Strahlenzahl für seine Population bestimmte, so werden 1. die so gewonnenen Mittelwerte voneinander abweichen, wenn auch nur wenig, und 2. werden wohl diese Mittelwerte, die einen nach der Plus-, die anderen nach der Minusseite etwas von dem fast absolut zuverlässigen Mittelwert abweichen, den der Forscher erhielt, welcher 100 000 Varianten untersuchte. Die zehn empirisch, je aus einer Population von 10 000 Varianten gewonnenen Mittelwerte werden sich annähernd binomial um jenen fast absolut zuverlässigen Mittelwert aus 100 000 Varianten gruppieren. Jeder einzelne dieser zehn Mittelwerte ist also jedenfalls von vornherein weniger zuverlässig als Repräsentant des wahren Mittelwertes, als es der einzige aus 100 000 Varianten gewonnene war.

Wären nun anstatt Populationen von 10 000 Varianten solche von nur 1000 oder gar nur 100 Varianten untersucht worden, so würde die Zuverlässigkeit, mit welcher jeder aus solchen Populationen gewonnene Mittelwert den wahren Mittelwert repräsentiert, die Sicherheit, mit der sich mein wissenschaftliches Gewissen bei dieser Annahme beruhigen könnte, entsprechend geringer sein. Würde mir gar nur eine Ausbeute von zehn Fischen zur Verfügung stehen, so würde ich keinen Augenblick darüber im Zweifel sein, daß es sehr unsicher ist, ob der aus dieser Zahl gewonnene Mittelwert auch wirklich den wahren

Mittelwert einigermaßen genau repräsentiert, denn bei so geringen Zahlen spielen Zufälligkeiten eine große Rolle. Der Grad, das Maß dieser Unsicherheit, mit dem ein aus einer Population n gewonnener Mittelwert den wahren Mittelwert repräsentiert, wird als der mittlere Fehler des Mittelwertes aus n -Varianten bezeichnet. Die Mathematiker haben für seine Bestimmung eine Formel ermittelt. Diese ließe sich auch aus empirischen Zählungen ableiten, vorausgesetzt, daß sie sich auf ein Riesenmaterial erstreckten. Wie dabei vorzugehen wäre, ist nicht schwer zu erraten. Wir könnten z. B. eine Variationsreihe für die 100 000 Varianten unserer Fischpopulation aufstellen. Diese Reihe würde uns unmittelbar vor Augen führen, wie häufig die vom Mittelwert abweichenden Varianten sind und in welchem Betrage sie abweichen. Ich würde dann die 100 000 Varianten paarweise gruppieren in der Reihenfolge, in der sie gefangen und untersucht wurden. Nun würde ich für jedes der 50 000 Paare den Mittelwert bestimmen und aus den so gewonnenen 50 000 Mittelwerten wieder eine Variationsreihe konstruieren. Dann würde ich sehen, daß die extremen Varianten relativ seltener geworden sind, daß vielleicht auch eine extreme Variantenklasse „leer“ geworden ist. Das heißt doch wohl, die Zuverlässigkeit, mit der der Mittelwert eines jeden einzelnen Variantenpaares den wahren Mittelwert der Gesamtpopulation angibt, ist eine Spur größer geworden. Bilde ich anstatt 50 000 Paare 25 000 Vierergruppen, so repräsentiert der aus einer zufällig zusammengestellten Vierergruppe berechnete Mittelwert wieder etwas zuverlässiger den Generalmittelwert, als es der Mittelwert aus einem beliebigen Paar tat. Die Zuverlässigkeit wird immer größer, je mehr Varianten ich zu einer Spezialpopulation zusammenlege, deren Spezialmittelwert ich bestimme. Die Frequenz der extremen Klassen nimmt immer mehr ab, immer mehr extreme Klassen werden leer. Habe ich schließlich die 100 000 Varianten zu zehn Spezialpopulationen von je 10 000 Varianten zusammengelegt und bilde ich aus den zehn Mittelwerten (aus je 10 000 Varianten) eine Variationsreihe, so bin ich sicher, daß alle diese zehn Mittelwerte in eine einzige Klasse, die Mittelklasse, fallen. Alle abweichenden Plus- und Minusklassen sind leer geworden. Die zehn Mittelwerte differieren jetzt nur noch durch Bruchteile des Klassenspielraumes, sie sind so nahe um den wahren Mittelwert gruppiert, daß jeder einzelne, auch der extremste, ihn mit außerordentlich großer Zuverlässigkeit repräsentiert.

In der vorstehenden Darstellung sind die Mittelwerte von kleineren und größeren Spezialpopulationen als Varianten einer sehr großen Generalpopulation betrachtet worden. Es hat sich ergeben, daß die Variabilität der Mittelwerte mit steigender Frequenz der Spezialpopulationen abnimmt.

Der mittlere Fehler eines Mittelwertes wird mit dem Buchstaben m bezeichnet. Die Formel zu dessen Berechnung lautet $m = \frac{Q}{\sqrt{n}}$, wenn man das Quartil Q als Maß der Variabilität wählt, oder $m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$, wenn man, wie jetzt allgemein üblich, die Standardabweichung als Maß der Variabilität be-

vorzugt. Die Werte der beiden Formeln decken sich natürlich nicht, denn Q ist nicht $= \sigma$. Man kann sie aber leicht in Übereinstimmung bringen, wenn man die Quartilstandardabweichungsrelation benutzt: $Q = 0,6745 \sigma$. Dann haben wir

$$\frac{Q}{\sqrt{n}} = \frac{0,6745 \sigma}{\sqrt{n}}$$

$$\text{oder } \frac{\sigma}{\sqrt{n}} = \frac{Q}{0,6745 \sqrt{n}}$$

Für den Ausdruck $\pm \frac{Q}{\sqrt{n}} = \pm \frac{0,6745 \sigma}{\sqrt{n}}$ wird jetzt gewöhnlich die Bezeichnung „wahrscheinlicher Fehler des Mittelwertes“ E_M oder wF_M ¹⁾ (englisch oft auch PE_{mean}) gebraucht und die Bezeichnung „mittlerer Fehler des Mittelwertes“ m für die Formel $m = \pm \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$ reserviert. Da die Q und σ immer doppeltes Vorzeichen haben, die Distanzen von M , die sie angeben, immer, sowohl auf der linken, wie auf der rechten Seite von M vorkommen, so haben natürlich auch E_M (der wahrscheinliche Fehler des Mittelwertes $= \frac{Q}{\sqrt{n}}$) und m (der mittlere Fehler des Mittelwertes $= \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$) doppeltes Vorzeichen.

Zur Erläuterung: Setzen wir in der Formel $\frac{\sigma}{\sqrt{n}}$ für n (Gesamtzahl der Varianten einer Population) den Wert 2 ein, so erhalten wir $\frac{\sigma}{\sqrt{2}} = \frac{\sigma}{1,414}$. Der mittlere Fehler des Mittelwertes ist also bei einer Spezialpopulation von zwei Varianten $\frac{\sigma}{1,414}$, also 1,414mal kleiner als für einen einzelnen Varianten. Besteht die Spezialpopulation aus vier Varianten ($n = 4$), so erhalten wir $m = \frac{\sigma}{\sqrt{4}} = \frac{\sigma}{2}$, also ist der mittlere Fehler nur halb so groß, als für einen beliebigen Einzelvarianten. Setzen wir $n = 16$, so erhalten wir $m = \frac{\sigma}{\sqrt{16}} = \frac{\sigma}{4}$, also ist der mittlere Fehler des Mittelwertes bei einer Spezialpopulation von 16 Varianten nur den vierten Teil so groß wie bei einem Einzelvarianten. Setzen wir $n = 65\,536$, so erhalten wir $m = \frac{\sigma}{\sqrt{65\,536}} = \frac{\sigma}{256}$. Also ist der mittlere Fehler des Mittelwertes bei einer Population von 65 536 nur den 64. Teil so groß, wie bei einer Population von 16 Varianten. Hierbei ist natürlich vorausgesetzt, daß σ überall den gleichen Wert hat.

Was wir hier hervorzuheben haben, ist, daß zwar die Bestimmung des Mittelwertes um so genauer wird, je größer die Zahl der untersuchten Varianten n wird, daß aber die Zunahme der Genauigkeit nicht einfach proportional der Zahl dieser Beobachtungen ist, sondern proportional der Quadratwurzel aus dieser Zahl.

¹⁾ In entsprechender Weise werden die wahrscheinlichen Fehler der Standardabweichung mit E_σ (oder wF_σ) und der Variationskoeffizient mit E_v (oder wF_v) bezeichnet.

Sodann: Im Zähler steht die Standardabweichung σ . Der Wert des Ausdruckes $\frac{\sigma}{\sqrt{n}}$, d. h. der mittlere Fehler, nimmt also ab in dem Maße, als die Standardabweichung geringer wird, was ja natürlich so sein muß.

Bei jeder biometrischen Untersuchung muß der Mittelwert M der Population angegeben werden. Diese Bestimmung bekommt aber erst ihren wahren Wert, wenn man auch ihre Zuverlässigkeit angibt, das heißt, wenn man den mittleren Fehler m des Mittelwertes hinzufügt, also $M \pm m$.

Ziemlich übereinstimmend sagen die Biometriker, daß man aus dem empirischen Mittelwert M mit Hilfe des mittleren Fehlers desselben m mit vollständig genügender Sicherheit die Grenzen bestimmen kann, innerhalb welcher der wahre Mittelwert (d. h. der Mittelwert einer entsprechenden, aber ungeheuer großen Population) liegt, wenn man auf der einen Seite zum empirischen Mittelwert seinen dreifachen mittleren Fehler hinzuzählt und auf der andern von ihm abzieht. Also der wahre Mittelwert liegt innerhalb der Fehlergrenzen $M \pm 3m$. (Vergl. die Tabellen über den wahrscheinlichen Fehler S. 304, 305.)

Einige Beispiele. Bei unserer Kiespopulation war der Mittelwert M (die durchschnittliche Länge) = 19,97 mm; die Gesamtzahl n der Varianten (der untersuchten Steinchen) = 975; die Standardabweichung σ = 5,266.

Wir geben nun den Mittelwert folgendermaßen an:

$$M \pm m = M \pm \frac{\sigma}{\sqrt{n}} = 19,97 \pm \frac{5,266}{\sqrt{975}} = 19,97 \pm \frac{5,266}{31,225} = 19,97 \pm 0,169.$$

Der wahre Mittelwert, den wir für derartiges Kiesmaterial in größter Annäherung erhalten hätten, wenn wir anstatt einer Probe von 975 Steinchen den ganzen Kieshaufen von über 100 000 Steinen untersucht hätten, liegt nun innerhalb der Grenzen $19,97 + 3 \times 0,169$ und $19,97 - 3 \times 0,169$, also zwischen 20,477 mm und 19,463 mm.

Für die von PETERSEN untersuchten Steinbutten von Skagen fanden wir folgende Konstanten: n = 703; M (durchschnittliche Zahl der Schwanzflossenstrahlen) = 53,67; σ = $\pm 2,131$.

Die biometrisch exakte Charakteristik ($M \pm m$) lautet, wenn man ausrechnet: $M \pm m$ = 53,67 \pm 0,08 Strahlen.

Für die ebenfalls von PETERSEN untersuchten Steinbutten vom großen und kleinen Belt sind folgendes die Konstanten: n = 597. M (durchschnittliche Zahl der Schwanzflossenstrahlen) = 50,04. σ = $\pm 2,11$.

$$M \pm m = 50,04 \pm 0,086 \text{ Flossenstrahlen.}$$

Erinnern wir uns der biometrischen Untersuchung englischer und amerikanischer Litorinen. Untersuchtes Merkmal: die relative Breite des Gehäuses in Prozenten der Länge $\left(\frac{100 B}{L}\right)$. Die Zahl der Varianten n der untersuchten Populationen war 1000. Bei einer englischen Population fand BUMPUS σ = $\pm 2,378\%$

und $M = 90,964\%$. Daraus die genauere Bestimmung von $M \pm m = 90,964\% \pm 0,075\%$. Für eine amerikanische Population waren die Konstanten

$$M = 91,259\%. \quad n = 1000. \quad \sigma = \pm 2,698\%.$$

Daraus der Mittelwert genauer charakterisiert: $M \pm m = 91,259\% \pm 0,085\%$.

XXXIV. Der mittlere Fehler der Differenz zwischen zwei Mittelwerten, $m_{\text{Diff.}}$

Eine besonders wichtige Rolle spielt die Bestimmung des mittleren Fehlers des Mittelwertes, wenn es sich darum handelt, Merkmale nahe verwandter Populationen miteinander zu vergleichen. Wir vergleichen z. B. die Skagener Steinbutten (*A*) mit den Steinbutten vom großen und kleinen Belt (*B*) hinsichtlich der Zahl der Schwanzflossenstrahlen. Die Untersuchung der beiden Populationen hatte hierbei ergeben, daß der Mittelwert bei der Population *A* 53,67, bei der Population *B* 50,04 beträgt. Allein die Vergleichung beider Populationen bekommt erst dann eine sichere Grundlage, wenn man die mittleren Fehler dieser Mittelwertbestimmungen berücksichtigt. m ist für die Population *A* gleich $\pm 0,08$ und für die Population *B* $= 0,086$. Indem man nun den Spielraum des mittleren Fehlers dreimal vergrößert, bestimmt man die Fehlergrenzen des Mittelwertes für jede Population mit großer Sicherheit. Man kann dann sagen, daß höchstwahrscheinlich der wahre Mittelwert M der Population *A* zwischen $53,67 + 3 \times 0,08$ und $53,67 - 3 \times 0,08$, also zwischen 53,91 und 53,43 Strahlen liegt und der wahre Mittelwert für die Population *B* zwischen 50,298 und 49,782. Wir überzeugen uns, daß der Abstand zwischen der unteren Grenze der Population *A* (53,43) und der oberen Grenze der Population *B* (50,298), verglichen mit den Spielräumen der mittleren Fehler ein so beträchtlicher ist, daß gar nicht daran zu zweifeln ist: der wahre Mittelwert für die Zahl der Schwanzflossenstrahlen der Skagener Steinbutten und derjenige für die Steinbutten vom großen und kleinen Belt ist tatsächlich verschieden. Diese Konstatierung berechtigt zu der Vermutung (aber nur zu der Vermutung, nicht zu der biologischen Gewißheit), daß die zwei Populationen genotypisch verschiedene Lokalrassen, verschiedene Biotypen darstellen. Diese Vermutung würde immer mehr an Wahrscheinlichkeit gewinnen, wenn die biometrische Untersuchung auch für andere Merkmale charakteristische Unterschiede des wahren Mittelwertes ergeben würde.

Vergleichen wir in derselben Weise die englische (*A*) und die amerikanische (*B*) *Litorina*-Population hinsichtlich der relativen Breite der Schale.

Die Fehlergrenzen des Mittelwertes der Population *B* liegen bei $91,259 + 3 \times 0,085 = 91,514$ und bei $91,259 - 3 \times 0,085 = 91,004$. Die Fehlergrenzen des Mittelwertes der Population *A* liegen bei $90,964 + 3 \times 0,075 = 91,189$ und bei $90,964 - 3 \times 0,075 = 90,739$. Hier greifen die beiden Spielräume zwischen den Fehlergrenzen ineinander über, sie sind transgressiv. Die obere Fehlergrenze des niedrigeren Mittelwertes (91,189) liegt höher als die untere Fehlergrenze des höheren Mittelwertes (91,004). In Anbetracht der geringen Größe der mittleren Fehler ist immerhin die Wahrscheinlichkeit vorhanden, daß der wahre Mittelwert der beiden Populationen etwas verschieden ist.

In der Wahrscheinlichkeitsrechnung wird eine Formel abgeleitet, nach welcher man direkt den mittleren Fehler der Differenz $m_{\text{Diff.}}$ zweier Mittelwerte bestimmen kann. Die Formel lautet:

$$m_{\text{Diff.}} = \sqrt{m_1^2 + m_2^2}.$$

Hier bedeutet m_1 den mittleren Fehler des Mittelwertes der einen und m_2 den mittleren Fehler des Mittelwertes der anderen der beiden verglichenen Populationen. Die Formel sagt mithin: der mittlere Fehler der Differenz zweier Mittelwerte ist gleich der Quadratwurzel aus der Summe der Quadrate der mittleren Fehler dieser beiden Mittelwerte. Wenden wir diese Formel auf unsere zwei Paar Populationen an. Zunächst die Schwanzflossenstrahlen der Steinbutten von Skagen und vom großen und kleinen Belt.

Die Differenz der Mittelwerte der beiden Populationen beträgt 53,67 — 50,04 = 3,63.

$$\begin{aligned} \text{Also } m_{3,63} &= \sqrt{0,080^2 + 0,086^2} \\ &= \sqrt{0,0064 + 0,0074} = \sqrt{0,0138} = \pm 0,118 \text{ oder rund } \pm 0,12. \end{aligned}$$

Die wahre Differenz mit Angabe ihres mittleren Fehlers ist also
 $3,63 \pm 0,12$.

Die Differenz müßte man schon dann als eine reelle betrachten, wenn sie selbst nur dreimal so groß als ihr mittlerer Fehler wäre, allein hier ist sie sogar mehr als 30mal so groß.

Und nun der Fall der englischen und der amerikanischen *Litorina*-Populationen. Hier bekommen wir: $91,259 - 90,964 \pm \sqrt{0,075^2 + 0,085^2} = 0,295 \pm 0,113$. Hier ist die Differenz nur 2,6mal so groß als ihr mittlerer Fehler, und wir können deshalb nicht mit unbedingt genügender Sicherheit behaupten, daß die größere relative Breite der Schale für die amerikanische Population vollkommen charakteristisch ist.

Diese Beispiele mögen genügen. Der Leser wird nun leicht einsehen, wie wichtig diese Zuverlässigkeitsbestimmungen sind. Will ich beispielsweise den Einfluß äußerer Faktoren auf die Ausbildung irgendeines Merkmales einwandsfrei bestimmen, so suche ich zunächst durch Zucht eine genotypisch einheitliche Population zu bekommen. Lasse ich auf den einen Teil (*A*) dieser Population den einen Faktor, auf den anderen (*B*) einen anderen Faktor bei sonst gleichen Bedingungen einwirken und bestimme ich nachher für jede Population den Mittelwert des betreffenden Merkmales, so gibt uns der Unterschied der beiden Mittelwerte, auch wenn er ansehnlich ist, noch keine verlässliche Auskunft über die Verschiedenheit der Wirkung der beiden verschiedenen Faktoren. Ich muß erst die Zuverlässigkeit des Resultates durch Bestimmung des mittleren Fehlers der Differenz der beiden Mittelwerte prüfen. Die Wichtigkeit dieser Bestimmung für Vererbungsuntersuchungen liegt auf der Hand, indem sie uns ermöglicht, bei dem Vergleich des Mittelwertes von Eltern- und Tochterpopulationen Zufälligkeiten und wirkliche, charakteristische Verschiedenheiten auseinander zu halten, deren Natur, deren Ursache freilich jeweilen erst noch zu bestimmen sind.

Den Zuverlässigkeitsbestimmungen kommt auch insofern eine praktische Bedeutung zu, als man vielfach genötigt ist, mit relativ kleinen Beständen zu arbeiten. Die Berechnung kann dann ergeben, daß die Zuverlässigkeit bei 20, 30 oder 40 Einzelbeobachtungen genügend groß ist, vorausgesetzt, daß man mit genotypisch reinen Beständen arbeitet.

Die meisten bisherigen Untersuchungen, nicht nur die der Landwirte und Tierzüchter, leiden an dem Fehler, daß die Zuverlässigkeitsbestimmungen nicht ausgeführt worden sind. Sie sind deshalb vielfach bei strengeren wissenschaftlichen Anforderungen von geringem Werte oder geradezu wertlos.

Es ist vielleicht nicht unnütz, auf folgenden Punkt bei der bloß rechnerischen Behandlung der mittleren Fehler aufmerksam zu machen.

Wir kommen häufig in die Lage, beim Vergleiche der Variabilität verschiedener Populationen die Gesamtzahlen der Varianten einer jeden von ihnen auf eine Normalzahl zu beziehen. Ohne eine solche Operation konnten wir z. B. die Anpassung von empirischen Variationskurven an die Normalkurve nicht vornehmen, und wir haben uns gewöhnt, die Variantenzahl einer Population auf die Zahl 10 000 zu beziehen. Hatte die untersuchte Population 1000 Varianten, so müssen wir also diese Zahl, wie selbstverständlich auch die Frequenzzahlen einer jeden Variantenkategorie, mit 10 multiplizieren. Es ist nun selbstverständlich, daß das nur eine rein rechnerische Operation ist; ich habe ja dabei die Zahl der wirklichen Beobachtungen, der wirklich untersuchten Varianten, nicht vermehrt. Wie verhält es sich nun dabei mit dem Mittelwert? Ich muß ihn ganz einfach mit derselben Zahl multiplizieren (resp. dividieren), mit der ich die empirische Population rechnerisch multipliziert (eventuell durch die ich sie dividiert) habe.

Ich erhielt bei einer Population von 1000 Varianten einen Mittelwert M von 52 cm bei einem mittleren Fehler von $\pm 2,5$ cm. Beziehen wir jetzt diese empirische Population auf eine Gesamtzahl n von 10 000 Varianten, so drücke ich den Mittelwert in mm anstatt in cm aus (es gibt zehnmal mehr Millimeter als Zentimeter) und sage, der Mittelwert beträgt 520 mm und der mittlere Fehler des Mittelwertes 25 mm.

Wie für den mittleren Fehler des Mittelwertes und der Differenz zwischen zwei Mittelwerten, so haben die Biometriker auch für die Berechnung des mittleren Fehlers der übrigen Konstanten der Variationsreihen Formeln ermittelt. Es kommen hauptsächlich in Betracht

XXXV. Die Formeln für den mittleren Fehler der Standardabweichung

$$m_{\sigma} = \frac{\sigma}{\sqrt{2n}}$$

und für den mittleren Fehler des Variationskoeffizienten

$$m_v = \frac{v}{\sqrt{2n}}, \text{ wenn } v < 10 \text{ und } m_v = \frac{v}{\sqrt{2n}} \cdot \sqrt{1 + 2\left(\frac{v}{100}\right)^2}, \text{ wenn } v \geq 10.$$

Um die Berechnung von m_v zu erleichtern, hat W. GIBSON 1906 eine Tabelle von $\sqrt{1 + 2\left(\frac{v}{100}\right)^2}$ für die Werte v von 0—50 ausgearbeitet, von welcher der Leser eine abgekürzte Kopie im Anhang findet.

(Bezieht man die Formeln auf das Quartil, anstatt auf die Standardabweichung, indem man m mit 0,6745 multipliziert, so erhält man, wie wir schon wissen, die sogenannten „wahrscheinlichen Fehler“ [wF oder E].)

Die Biometriker verlangen, daß, wenn man den Wert irgendeiner Konstante für eine Population berechnet, man immer auch den mittleren Fehler berechne und mit doppeltem Vorzeichen hinzufüge, wenigstens für den Mittelwert, die Standardabweichung und den Variationskoeffizienten.

Wir wollen hier mit einer biometrisch korrekten Liste der Konstanten für irgendein Beispiel schließen und wählen die statistische Untersuchung der Zahl der Schwanzflossenstrahlen der Skagener Steinbutten.

Gesamtzahl der Varianten (Frequenz der Population)	$n = 703$
Mittelwert (Durchschnittszahl der Flossenstrahlen)	$M \pm m = 53,67 \pm 0,08$
Differenz des Mittelwertes gegenüber der Population vom großen und kleinen Belt	Diff. $M \pm m_{\text{Diff.}} = 3,63 \pm 0,12$
Das GALTONsche Quartil	$Q = \pm 1,43$
Der M -Quartilskoeffizient	$\frac{100 Q}{M} = 2,66$
Die Mediane	$Med = 53,66$
Die Mode ($3 Med - 2 M$) siehe später	$Mo = 53,64$
Die Standardabweichung	$\sigma \pm m_{\sigma} = \pm 2,131 \pm 0,057$
Der Variationskoeffizient	$v \pm m_v = 3,97 \pm 0,106$

Graphische Darstellung der Anpassung des Variationspolygons der Schwanzflossenstrahlen unserer Skagener Steinbuttenpopulation an die Normalkurve siehe Fig. 86, S. 298.

F. Die biometrische Charakterisierung von empirischen Variationspolygonen, die stark von der Normalkurve abweichen.

XXXVI. Übersicht.

Wir haben uns bis jetzt mit der biometrischen Behandlung solcher Variationspolygone beschäftigt, die in ihrer Form, speziell auch in Schiefheit und Steilheit, wenig von der ihnen angepaßten Normalkurve abweichen. Die meisten Populationen zeigen eine solche annähernd binomiale und monotypische Verteilung ihrer Varianten. Die Schiefheit nach der Plus- oder Minusseite kann aber beträchtlicher werden und sich bis zur völligen Asymmetrie steigern. Variationspolygone gewisser Populationen können sehr steil, die anderer sehr flach werden. Neben dem Hauptgipfel können Nebengipfel auftreten. Ja es kann eine Variationskurve zwei oder mehr annähernd gleich hohe Gipfel aufweisen. Die biometrische Erforschung von Methoden, das Maß und die Richtung solcher starker Abweichungen zu bestimmen, ist nur zum Teil durchgeführt, und wo sie durchgeführt ist, sind die ermittelten Methoden derart, daß sie für die meisten, mathematisch unge-

schulten Biologen nicht verwendbar sind. Diese müssen sich in solchen Fällen an geübte Biometriker wenden. Wir können uns um so mehr mit einigen elementaren Ausführungen begnügen, als man mit ihnen bei experimentellen Vererbungsuntersuchungen in den meisten Fällen auskommen wird. Daß die Bedeutung dieser Seite der Biometrik von den Statistikern stark überschätzt worden ist, dies überzeugend nachgewiesen zu haben, ist wiederum hauptsächlich das Verdienst von JOHANNSEN.

In der biometrischen Literatur finden sich sehr häufig Angaben, daß ein ermitteltes Variationspolygon zu dem PEARSONSchen Typus I, II oder IV usw. gehöre. Nicht um diese Typen zu diskutieren, sondern bloß um dem Leser verständlich zu machen, was ungefähr unter den PEARSONSchen Typen I—VII zu verstehen ist, wollen wir die betreffende Klassifikation mitteilen.

Für uns stand bis jetzt im Vordergrund die einfachste Binomialformel $(1 + 1)^n$, welcher die Normalkurve entspricht. Die Biometriker schreiben dafür auch $(\frac{1}{2} + \frac{1}{2})^\infty$, womit sie sagen wollen, daß bei unendlich zahlreichen Faktoren oder Ursachen die eine Hälfte positiv, die andere negativ einwirkt. PEARSON hat nun eine verallgemeinerte Wahrscheinlichkeitskurve eingeführt, welche die Normalkurve als einen Spezialfall umfaßt. Die Formel dafür lautet $\left(\frac{a}{a+b} + \frac{b}{a+b}\right)^n$. Ist in dieser Formel $a = b$, so wird die ihr entsprechende Kurve selbstverständlich symmetrisch, wird $a = 1$ und $b = 1$, so erhalten wir die Normalkurve oder GAUSSsche Fehlerkurve $(\frac{1}{2} + \frac{1}{2})^n$ resp. $(1 + 1)^n$. Wird $n = \infty$, so hat das Polygon, wie bei der Normalkurve $(\frac{1}{2} + \frac{1}{2})^\infty$ eine, vom Mittelwert aus gerechnet, unbegrenzte Abszissenachse. Die Kurve nähert sich ihr immer mehr, ohne sie je zu berühren. Es fällt dann noch in Betracht, ob die Kurve eingipfelig oder mehrgipfelig ist. Eine Kurve kann ferner scheinbar einfach, in Wirklichkeit aber komplex sein, aus der Summierung resp. Differenzbildung von zwei oder mehreren einfachen Kurven entstehen. Aus solchen Gesichtspunkten heraus hat PEARSON folgende Klassifikation der Variationspolygone bzw. -kurven vorgeschlagen.

A. Kurve eingipfelig.

I. Kurve einfach.

- a) Abszissenachse (Variationsweite) beiderseits begrenzt.
 1. Kurve asymmetrisch (schief). Typus I¹⁾.
 2. Kurve symmetrisch. Typus II¹⁾.
- b) Abszissenachse einseitig begrenzt, Kurve eo ipso asymmetrisch. Typus III¹⁾, V²⁾ und VI¹⁾).
- c) Abszissenachse (Variationsweite) beiderseits unbegrenzt.
 1. Kurve asymmetrisch (schief). Typus IV¹⁾.

*) Typus III ist eine Übergangsform zwischen I und VI und Typus V ist eine Übergangsform zwischen VI und IV.

¹⁾ Diese 4 Typen wurden von PEARSON zuerst in seiner Arbeit: „Skew Variation etc.“ 1895 abgeleitet. ²⁾ Die Typen V und VI hat PEARSON 1901 hinzugefügt („Supplement to a Memoir etc.“).

2. Kurve symmetrisch. Typus VII¹⁾ und Typus G (die Normalkurve oder GAUSSsche Fehlerkurve).

II. Kurve komplex.

B. Kurve mehrgipfelig.

Weitaus die meisten Variationskurven tierischer Populationen sind asymmetrisch, eingipfelig und natürlich beiderseitig beschränkt. Völlig symmetrische empirische Variationskurven gibt es wohl überhaupt nicht. Mit den komplexen eingipfeligen Kurven geben wir uns nicht ab, da man es irgendeiner eingipfeligen Kurve nicht ansehen kann, und da man auch biometrisch nicht feststellen kann, ob sie eine einfache oder komplexe ist. Folgendes ist für uns wichtig. Es ist leicht einzusehen, daß eine asymmetrische komplexe Kurve durch Addition mehrerer symmetrischer entstehen kann, wenn nämlich die Repräsentanz (die Frequenz) der durch die einfachen Kurven dargestellten Typen eine ungleich starke ist. Ein fiktives Beispiel: Ist eine Organismenart durch verschiedene Biotypen vertreten, die sich durch verschiedene Größe unterscheiden, so kann die Variationskurve für Populationen eines jeden Biotypus annähernd symmetrisch sein. Sind aber in einer gemischten Population mehr größere Biotypen bei gleicher Frequenz vorhanden als kleinere, oder sind die größeren Rassen zwar nicht zahlreicher als die kleineren, aber durch zahlreichere Varianten vertreten, so kann durch Addition der die Einzelpopulationen darstellenden einfachen, symmetrischen Kurven eine asymmetrische Komplexkurve entstehen, deren Schiefheit noch beträchtlicher wird, wenn beide die Schiefheit bedingenden Faktoren, größere Zahl der größeren Rassen und größere Populationen bei den größeren Rassen, zusammenwirken. Es können auch symmetrische Komplexkurven durch Summierung asymmetrischer, ja durch Summierung mehrgipfelig entstehen. Dagegen sind die mehrgipfeligen Kurven wohl meist Komplexkurven und repräsentieren eine Summe von einfachen Kurven, die zwei oder mehr Typen darstellen.

XXXVII. Die Schiefheit (Asymmetrie, engl. Skewness) der Variationspolygone und ihre Messung.

Bloß scheinbare Schiefheit. Mit Recht macht JOHANNSEN darauf aufmerksam, daß man, wenn man bei den Vorarbeiten zu der Konstruktion eines Variationspolygons für eine untersuchte Population nicht ganz vorsichtig und korrekt vorgeht, leicht eine nur scheinbar schiefe Kurve erhalten kann und erläutert das an einem instruktiven Beispiel.

Er hat eine Population von 1522 Bohnen einer bestimmten Sorte gemessen und die Länge einer jeden einzelnen Variante vermittle eines besonderen Meßapparates bis auf einen Viertelmillimeter genau bestimmt. Nun handelte es sich darum, dieses Material zu klassifizieren. Es war selbstverständlich das nächstliegende, Klassen mit 1 mm Spielraum einzurichten. Die kürzesten Bohnen waren etwa 9, die längsten bis 17 mm lang. Ein weniger erfahrener Biometriker hätte nun

¹⁾ Siehe PEARSONS Arbeit „A Rejoinder“ Biometrika 1905, IV.

leicht etwa die Klassengrenzen bei 9, 10, 11, 12, 13 usw. annehmen können und hätte dann folgende Variationsreihe erhalten:

Klassengrenzen	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Klassenfrequenz	7	67	466	761	201	15	5	1	
Theoretische Frequenz . . .	5	92	482	669	249	24	1	—	

Diese Reihe ist sehr stark asymmetrisch, ihr Variationspolygon recht schief. Und doch ist die Asymmetrie nur eine scheinbare.

JOHANNSEN hat nun aber die Klassengrenzen anstatt bei den ganzen Zahlen, bei den Millimeterpunkten 8,75, 9,75, 10,75, 11,75 usw. bis zu 16,75 mm angenommen und so bei der Verteilung desselben Variantenmaterials in diese anders abgegrenzten, aber den nämlichen Spielraum von 1 mm aufweisenden Klassen folgende Reihe erhalten:

Klassengrenzen	8,75	9,75	10,75	11,75	12,75	13,75	14,75	15,75	16,75
Klassenfrequenz, empirisch .	2	43	314	809	316	30	6	2	
Klassenfrequenz, theoretisch	2	49	361	697	361	49	2	—	

Die Variantenverteilung ist also jetzt recht symmetrisch, die entsprechende Variationskurve nur wenig schief. Wie kommt das? Woher kommt dieser Unterschied? Er kommt einfach daher, daß wir im ersteren Falle eine schiefe Klassifikation vorgenommen haben. Aber wann ist denn eine Klassifikation schief, und wie muß man es anstellen, um eine symmetrische Klassifikation vorzunehmen? Die Antwort ist leicht. Wir suchen das Symmetriezentrum. Dieses Symmetriezentrum ist der Mittelwert M . JOHANNSEN berechnete den Mittelwert und bestimmte ihn zu 12,25 mm. Diesen Mittelwert nahm er nun selbstverständlich als Zentrum der Mittelwertklasse, deren untere Grenze dann bei 11,75 mm und deren obere Grenze bei 12,75 mm liegt; von da aus ergeben sich die übrigen äquidistanten Klassengrenzen symmetrisch rechts und links von selbst: 10,75, 13,75, 9,75, 14,75 usw.

Man wird nun vielleicht am zweckmäßigsten bei der Klassifikation der Varianten einer untersuchten Population so vorgehen, daß man vorläufig, nach Augenschein und Schätzung, Klassenspielraum und Klassengrenzen bestimmt und das Material verteilt. Dies vorläufig nur zum Zweck der einfacheren Bestimmung des Mittelwertes (siehe S. 214 u. ff.). Man sieht dann auch sofort, ob man den Klassenspielraum zu groß oder zu klein angenommen hat. Haben wir sehr viele Klassen erhalten, darunter leere, und verläuft die Frequenzkurve unregelmäßig in einer Zickzacklinie zum Gipfel auf- und von ihm absteigend, so müssen wir größere Klassen mit weiterem Klassenspielraum einrichten, etwa Klassen paarweise oder zu dreien zusammenlegen (siehe die Klassifikation unseres Kiesmaterials S. 229—237). Sodann sehen wir, ob wir vielleicht mit der einfachen Zusammenlegung der schon vorhandenen Klassen auskommen, was natürlich das einfachste wäre. Das würde der Fall sein, wenn der berechnete Mittelwert zufällig annähernd in die Mitte des erweiterten Spielraumes fallen würde. Falls er aber exzentrisch fallen würde, so müßten wir, unter Beibehaltung des erweiterten Klassenspielraumes, die Klassengrenzen ändern und symmetrisch zum Mittelwert

einrichten, was natürlich die umständliche Neuverteilung des gesamten Variantenmaterials in die erweiterten und anders umgrenzten Klassen erheischen würde.

Unser Kiesmaterial (975 Varianten) hatten wir zunächst in Längenklassen mit 1 mm Spielraum eingeteilt. Die Klassengrenzen nahmen wir bis 3,5, 4,5, 5,5, 6,5 usw. an. Der Mittelwert wurde zu 19,97 mm bestimmt. Er kam also in der Tat so ziemlich in die Mitte einer Klasse, nämlich der 20 mm-Klasse zu liegen, welche bei 19,5 mm beginnt und bei 20,5 mm endigt. Allein der Klassenspielraum erwies sich als zu eng. Wir legten je zwei Klassen zusammen und schufen Klassen mit 2 mm Spielraum. Die Klassengrenzen steckten wir bei 3,5, 5,5, 7,5, 9,5 usw. ab. Dabei kam nun der Mittelwert 19,97 in die zwischen den Grenzen 19,5 und 21,5 befindliche Klasse zu liegen, also exzentrisch; die Klassenmitte liegt ja hier bei 20,5. Wir hätten nun korrekterweise die Klassengrenzen ändern, etwa bei 3, 5, 7, 9 mm usw. fixieren sollen. Dann wäre der Mittelwert 19,97 ziemlich genau in die Mitte der Klasse 20, Spielraum 19—21 mm, gefallen. Nun wären wir aber genötigt gewesen, sämtliche Varianten sozusagen aus ihren früheren Klassen herauszunehmen und ganz neu in die neu umgrenzten Klassen zu verteilen. Das wäre eine umständliche und hier auch undankbare Arbeit gewesen, besonders wenn wir etwa versäumt hätten, für jede gemessene Variante das Maß in Zehnteln von Millimetern zu notieren. Dann hätten wir das Material auch neuerdings messen müssen, denn wir hätten ja beispielsweise nicht gewußt, ob ein Steinchen der früheren 1 mm-Klasse 18,5—19,5 mm in die neue Klasse 17—19 mm oder in die neue Klasse 19—21 mm gehört, wir wüßten ja nur, daß es 18,5 bis 19,5 mm lang sei, es konnte also so gut zur einen wie zur anderen Klasse gehören.

Eine ähnliche asymmetrische und deshalb fehlerhafte Klassifikation, wie bei der Zusammenlegung der 1 mm-Klassen zu 2 mm-Klassen, haben wir bei der Zusammenlegung der 1 mm-Klassen zu 3 mm-Klassen begangen, und wir haben auch diesen Fehler, weil es für den dort verfolgten Zweck unnötig war, nicht korrigiert.

XXXVIII. Frühere biologische Auffassung der Schiefheit.

Bis auf JOHANNSEN haben die Biometriker die Schiefheit einer einfachen, eingipfeligen Variationskurve so gedeutet, daß nicht [wie bei dem Binom $(a + b)^n$, wobei $a = b$ angenommen wird] zwei gleiche Gruppen von in gleicher Zahl vorhandenen „unbekannten, unter sich an Wirksamkeit gleichwertigen Elementarursachen bei der Entstehung der positiven und der negativen Abweichungen des Merkmals von seinem Mittelwert beteiligt sind“, sondern „daß die beiden Gruppen ungleich groß sind“. $a > b$ oder $a < b$. DUNCKER illustriert diese Auffassung durch die Konstruktion von drei verschiedenen Polygonen (Fig. 88), von denen das eine das Binomium $(1 + 1)^6$, das wir schon kennen, das zweite das Binomium $(\frac{3}{2} + \frac{1}{2})^6$ und das dritte das Binomium $(\frac{7}{4} + \frac{1}{4})^6$ darstellt. Diese drei Potenzen haben denselben Zahlenwert, da ihre Basis sowohl als ihr Exponent den gleichen Wert haben ($1 + 1 = 2$; $\frac{3}{2} + \frac{1}{2} = \frac{4}{2} = 2$; $\frac{7}{4} + \frac{1}{4} = \frac{8}{4} = 2$). Die entsprechenden Polygone sind auch gleich groß dargestellt; ein jedes hat in der Abbildung einen Flächeninhalt von 12,8 qcm. Sie sind aber, wie man sieht, einander nicht angepaßt, sondern so errichtet, daß sie sich zwar auf einer gemeinsamen Abszissen-

achse erheben, daß aber bei allen dreien als Ausgangspunkt für den aufsteigenden, den Minusteil der Kurve, das Minusende der hier ja beidseitig begrenzten Abszisse gewählt ist. Man sieht die zunehmende Asymmetrie bei zunehmender Ungleichheit von a und b . Bei dem ersten symmetrischen Polygon ist $a = b$ ($1 = 1$); bei dem zweiten ist a dreimal größer als b ($\frac{3}{2} : \frac{1}{2}$), bei dem dritten ist a siebenmal größer als b ($\frac{7}{4} : \frac{1}{4}$). Man sieht ferner, daß mit zunehmender Asymmetrie auch die Gipfelhöhe des Polygons zunimmt.

Wir wissen nun von früher her, daß die angeführte Erklärung der Asymmetrie der Variationskurven biologisch nicht zutreffend sein kann. Sie gilt nur für niedere Potenzen eines Binoms, in welchem a größer oder kleiner als b ist. Bei

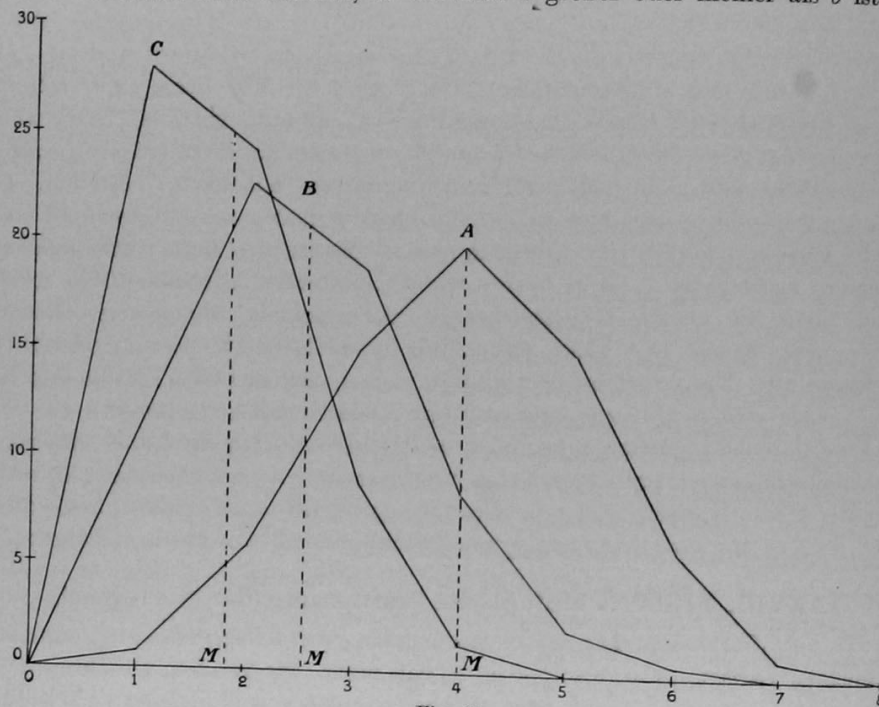


Fig. 88.

A Variationspolygon für die Binomialreihe $(1 + 1)^6$, B für $(\frac{3}{2} + \frac{1}{2})^6$, C für $(\frac{7}{4} + \frac{1}{4})^6$. Die punktierten Linien sind die über den Mittelwerten M der drei Polygone errichteten Schwerpunktsordinaten.

Nach DUNCKER.

höheren Potenzen gleicht sich die Asymmetrie immer mehr aus, so daß z. B., wie wir uns erinnern (S. 249), die entwickelte Reihe des Binomiums $(2 + 1)^{40}$ schon recht symmetrisch ist. In der Tat wirken auf die Individuen irgendeiner Organismenpopulation von Anfang an nicht wenige, sondern zahllose Faktoren in verschiedenen Richtungen ein. Die Wirkung einseitig stärkerer Einflüsse ist in der Tat eine andere als die vermutete. Sie bewirkt nicht eine Asymmetrie in der Variantenverteilung, sondern eine Verschiebung der ganzen Variantenreihe in einer bestimmten Richtung, oder anders ausgedrückt, eine Verschiebung des ganzen Variationspolygons auf der Abszissenachse nach der

Plusseite, wenn die in positiver Richtung einwirkenden Faktoren überwiegen, nach der Minusseite, wenn die negativ einwirkenden Faktoren überwiegen. Dies läßt sich, wie JOHANNSEN zeigt, leicht theoretisch und empirisch demonstrieren. Entwickelt man z. B. die Reihe $(a + b)^{40}$ unter der Voraussetzung, daß $a = b$ sei, so repräsentiert unter den resultierenden 41 Gliedern das Mittelglied (die Mittelklasse) 21 das größte Glied (die höchst frequentierte Klasse). Der Mittelwert ist bei einem Klassenspielraum von 1 genau 21, fällt also in die Mitte der Mittelklasse, und die $+$ - und $-$ -Glieder gruppieren sich mit ihren Zahlenwerten völlig symmetrisch um den Mittelwert. Entwickelt man aber das Binom $(a + b)^{40}$ mit $a = 2b$, so erhalten wir ja auch 41 Glieder, aber als Mittelwert 14,33 und Glied No. 14 als zahlenmäßig größtes Glied. Die doppelt so starke Einwirkung nach der negativen Richtung hat also den Mittelwert um 6,67 Glieder (Klassenabstände) nach der Minusseite verschoben. Zur empirischen Demonstration dieser Verschiebung benutzt JOHANNSEN den von ihm genau untersuchten Einfluß von verschiedenen Jahrgängen auf die Größe der Bohnen genotypisch absolut reiner und einheitlicher Populationen (reiner Linien). In dem einen Jahr werden die Bohnen im Mittel größer, in einem anderen im Mittel kleiner als in einem Durchschnittsjahr, während dabei die Variabilität, die Form des Variationspolygons, annähernd dieselbe bleibt.

Es gibt aber doch bestimmte Fälle, in denen eine einseitige Einwirkung eine, sogar sehr starke, asymmetrische Verteilung der Varianten herbeiführen kann, dann nämlich, wenn die Variabilität in einer Richtung fest begrenzt ist. Wirken die Einflüsse vorwiegend nach dieser Richtung hin, so staut sich gewissermaßen die Population an dieser Grenze. JOHANNSEN zitiert das Beispiel der Schartigkeit der Gerste. Unter Schartigkeit versteht man das Abortieren von Fruchtkörnern in den Ähren. Es entstehen infolgedessen Lücken, leere Stellen. Man kann den Grad der Schartigkeit ausdrücken, indem man die Zahl der Lücken auf die Zahl der „Kornplätze“, d. h. auf die Zahl der Körner bezieht, die vorhanden wären, wenn sich alle Kornanlagen entwickelt hätten, und man kann diese Zahl in Prozenten ausdrücken. Der Schartigkeit sind nun absolute Grenzen gesetzt, es können nicht mehr als alle Körner abortieren (100% Schartigkeit) und es können nicht mehr als alle Anlagen sich entwickeln. Wirken nun Faktoren, welche die Schartigkeit beeinflussen, stärker nach der einen Richtung ein als nach der anderen oder sind die nach dieser Richtung wirkenden Faktoren zahlreicher als die nach der anderen, so tritt nach dieser Richtung eine Stauung der Population gegen die absolute Grenze zu auf, es überfüllen sich gegen diese Grenze zu Variantenklassen mit Varianten. Das Variationspolygon wird schief.

Nunmehr schon ziemlich zahlreiche Untersuchungen bei Pflanzen, wo man leicht genotypisch reine und einheitliche Bestände züchten kann, haben ergeben, daß gerade derartige Bestände häufig eine asymmetrische Variantenverteilung aufweisen, daß das ihre Variabilität darstellende Polygon mehr oder weniger schief ist. Da die frühere „mathematische“ Erklärung nicht zutrifft, so muß man nach biologischen Erklärungen suchen. Eine solche Erklärung hat in einer von physiologischen Gesichtspunkten aus durchaus zulässigen, ja sehr plausiblen Weise JOHANNSEN versucht. Da seine Ausführungen für unsere Aufgaben nur sehr indirekt Bedeutung haben, so will ich mich mit

einer kurzen Skizzierung der Grundgedanken begnügen. Jedes Merkmal eines sich entwickelnden Organismus wird durch verschieden zahlreiche und (oder) verschieden intensiv wirkende, zeitlich aufeinanderfolgende Einflüsse in seiner Entwicklung gehemmt oder gefördert. Dabei wird aber das Maß der Reaktion (Hemmung, Förderung) des Merkmals nicht ausschließlich durch die Intensität der Einwirkung resp. die Zahl dieser Einwirkungen bestimmt, sondern auch durch den Effekt der vorausgegangenen Einwirkungen. Eine Organismenart soll die Anfangsgröße 10 mm haben. Auf die einen Exemplare dieser Art soll ein Lebenslagefaktor so einwirken, daß sie 11 mm groß werden. Auf die anderen Exemplare wirkt ein Faktor so ein, daß sie in ihrer Entwicklung gehemmt werden, d. h. 10 mm groß bleiben. Im nächsten Zeitpunkt wirken die gleichen Faktoren wieder ein. Welches wird ihre Wirkung sein? Werden die einen 11 Millimeterexemplare wiederum um 1 mm wachsen, also 12 mm groß werden, die anderen in ihrer Entwicklung gehemmt werden, d. h. 11 mm groß bleiben? Und werden von den 10 mm großen (durch die frühere Einwirkung in ihrer Entwicklung gehemmt) Exemplare die einen auch um 1 mm wachsen (diejenigen, auf die der fördernde Faktor einwirkt) und die anderen gehemmt bleiben, 10 mm groß bleiben (diejenigen, auf welche neuerdings der hemmende Faktor einwirkt)? Wenn ja, so wird eine symmetrisch binomiale Verteilung der Varianten zustande kommen. Offenbar aber werden die durch den erstmaligen fördernden Faktor 11 mm groß gewordenen Exemplare unter dem erneuten Einfluß des fördernden Faktors relativ stärker wachsen (beispielsweise um 1,2 mm zunehmen) als die unter demselben fördernden Einfluß stehenden 10 mm Exemplare, die vorher unter dem hemmenden Einfluß gestanden hatten. Diese werden vielleicht 1,1 mm wachsen. Wir hätten jetzt vier Sorten von Varianten von 10, 11, 11,1 und 12,2 mm Länge. Eine solche Abhängigkeit der Reaktionen von den vorausgehenden Reaktionen müßte aber, wie JOHANNSEN des Näheren nachweist, zu einer asymmetrischen Verteilung der Varianten führen.

XXXIX. Die Schiefheitsziffer S

drückt den Grad der Asymmetrie einer Variantenreihe, der Schiefheit eines Variationspolygons aus und gibt zugleich in der Regel durch ihr Vorzeichen an, ob es sich um positive oder negative Schiefheit handelt.

Bevor wir auf die Formeln zur Berechnung der Schiefheitsziffer zu sprechen kommen, wird es gut sein, uns wieder daran zu erinnern, was wir unter Schwerpunkts- oder Mittelwertordinate, unter Mode und unter Mediane verstehen.

Die *Schwerpunktsordinate* eines Variationspolygons ist diejenige, welche über dem Punkte M der Abszissenachse errichtet ist, welcher den Mittelwert angibt. Sie wird der Einfachheit halber ebenfalls mit M bezeichnet.

Die *Modalordinate* oder *Gipfelordinate* Mo ist diejenige, welche auf der Mode Mo der Abszisse, d. h. auf dem Fußpunkt des Gipfels errichtet wird, sie ist die Normale, die lotrechte Linie des Gipfelpunktes auf die Abszisse, sie ist die längste (höchste) Ordinate der eingipfeligen Kurve, sie entspricht der Klasse mit der größten Frequenz.

Die *Medianordinate* Med ist diejenige, welche die der Gesamtzahl n der Varianten der Population entsprechende Zahl von Flächeneinheiten des Variationspolygons in zwei gleich große Hälften $\left(\frac{n}{2}\right)$, in eine rechte oder Plushälfte und eine linke oder Minushälfte, teilt.

Man kann auch, wenn man von den betreffenden Ordinaten spricht, einfach die Bezeichnungen Mittelwert, Mode und Mediane gebrauchen.

Wir wissen, daß bei einer symmetrischen Kurve alle drei genannten Ordinaten zusammenfallen.

Bei einer schiefen Kurve ist das nicht der Fall. Hier ist — wir wollen dabei die Mediane außer Spiel lassen — die Mode von dem Mittelwerte durch einen gewissen Abstand $M - Mo = D$ getrennt.

Man sagt, die Schiefheit einer Kurve ist positiv, wenn D positiv, d. h. wenn der Mittelwert größer ist als die Mode (wenn die Schwerpunktsordinate rechts von der Gipfelordinate liegt). Der größere Teil der Population liegt auf der rechten, positiven, der kleinere auf der linken, negativen Seite der Gipfelpunktsordinate oder Mode. Ist das Umgekehrte der Fall, d. h. ist D negativ, so haben wir negative Schiefheit vor uns. Die zwei, den Binomialausdrücken $(\frac{3}{2} + \frac{1}{2})^6$ und $(\frac{7}{4} + \frac{1}{4})^6$ entsprechenden Polygone (Fig. 88, B u. C, S. 318) zeigen offenbar positive Schiefheit.

Die Schiefheit einer Kurve kommt gewöhnlich auch dadurch zum Ausdruck, daß die Variationsbreite, die Ausbreitung oder Dispersion der Varianten auf der einen Seite des Mittelwertes, bei positiver Schiefheit auf der rechten, bei negativer auf der linken, größer ist. (Vergl. z. B. die Figg. 88, S. 318, 89, S. 326, 90, S. 327.)

Eine theoretische Formel für die Schiefheitsziffer S , welche zunächst den Grad der Schiefheit der Verteilung angibt, ist nach den Ermittlungen JOHANNSENS die folgende

$$S = \pm \left(\frac{\sum p a^3}{n} \right) : \sigma^3,$$

wobei σ immer positiv genommen wird. S ist also eine relative, unbenannte Zahl, die entweder positiv oder negativ ist. Bei der Ableitung dieser Formel war maßgebend, eine Relation zu der Standardabweichung, als dem besten Maße der Variabilität, einzuführen. Ferner mußte für die Summe der Abweichungen vom Mittelwert $\sum p a$, anstatt der zweiten Potenz die dritte Potenz eingeführt werden, da die zu ermittelnde Schiefheit entweder positiv oder negativ ist. Die zweiten Potenzen, wie überhaupt alle geraden Potenzen (mit geradem Exponenten), auch negativer Größen, haben ja bekanntlich positiven Wert, während die dritten (überhaupt alle ungeraden) Potenzen bei negativer Basis negativen, bei positiver positiven Wert haben.

Ein fiktives Beispiel für die Anwendung der Formel $\left(\frac{\sum p a^3}{n} \right) : \sigma^3$ zur Ermittlung des Maßes der Schiefheit:

Wir hätten folgende Variationsreihe:

Klassen	2	3	4	5	6	7
Frequenz	5	18	21	14	4	2

Die Gesamtzahl der Varianten n ist hier gleich 64. Der Mittelwert $M = 4$; die Standardabweichung σ wird zu 1,16 ausgerechnet. Die Abweichungen a der Klassen (wir erinnern uns, daß a die Abweichung einer Variante vom Mittelwert M ist) lassen sich hier sehr leicht bestimmen, da hier M genau mit einer Klasse, mit der Klasse 4, zusammenfällt. Man muß annehmen, daß von den 21 Varianten dieser Klasse 10,5 +-Varianten und 10,5 --Varianten sind. Zählt

man sie zusammen, so erhält man 0. Auch die Summe der Quadrate oder dritten Potenzen ihrer Abweichungen ($a = 0$) ist gleich 0. Die Klasse 4 spielt also in diesem Falle bei der Berechnung keine Rolle.

Wir berechnen zunächst $\Sigma p a^3$.

Die korrespondierenden Klassen sind	$\left\{ \begin{array}{l} -\text{-Klassen} \\ +\text{-Klassen} \end{array} \right.$	3	2	—
Ihre Abweichungen a vom Mittelwert M		1	2	2
Ihre Abweichungen in der dritten Potenz a^3		1	8	27
Die Klassenfrequenzen p sind		+ 14	+ 4	+ 2
		— 18	— 5	
Differenz		— 4	— 1	+ 2
Multipliziert mit $a^3 = p a^3$		— 4	— 8	+ 54
Summe der dritten Potenzen aller Abweichungen $\Sigma p a^3$				= + 42.

$\Sigma p a^3$ haben wir durch n zu dividieren, $n = 64$, also $\frac{\Sigma p a^3}{n} = \frac{+ 42}{64} = + 0,656$.

Diesen Wert haben wir durch σ^3 zu dividieren. σ ist $= \pm 1,16$ und σ^3 ist $= \pm 1,56$,
 $\left(\frac{\Sigma p a^3}{n} \right) : \sigma^3$ ist also $= + 0,656 : 1,56 = + 0,42$.

Das positive Vorzeichen dieses Wertes der Schiefheitsziffer sagt, daß es sich um eine positive Schiefeit handelt. Schiefeiten unter 0,25 gelten als klein, solche über 0,5 als groß. Es handelt sich also im vorliegenden Falle um eine ansehnliche, positive Schiefeit. Sie ist zahlenmäßig ausgedrückt und direkt mit andern Beträgen der Schiefheitsziffer vergleichbar.

Der Mittelwert M fällt aber in den seltensten Fällen genau mit der Mitte einer Klasse zusammen. Die Berechnung von $\Sigma p a^3$ würde deshalb etwas umständlich, ähnlich wie früher die Berechnung der Standardabweichung nach der Formel $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma p a^2}{n}}$. Es wäre deshalb zweckmäßig, eine Berechnungsformel für die Schiefheitsziffer zu haben, in welcher a (die Abweichung einer Variante oder Variantenklasse vom Mittelwert M) durch a (die Abweichung einer Variantenklasse von A , einer freigewählten Ausgangsklasse) ersetzt wäre, ähnlich, wie dies in der Berechnungsformel für die Standardabweichung der Fall ist. Eine solche Berechnungsformel für die Schiefheitsziffer hat JOHANNSEN ermittelt. Sie lautet:

$$S = \left(\frac{\Sigma p a^3}{n} - 3 b \frac{\Sigma p a^2}{n} + 2 b^3 \right) : \sigma^3$$

b kennen wir schon; es ist die Abweichung des Mittelwertes M von A .

Die Berechnung von S nach dieser Formel ist leichter auszuführen als es den Anschein haben möchte, und zwar aus dem einfachen Grunde, weil wir bei der Berechnung des Mittelwertes M und der Standardabweichung σ der auf die Schiefeit der Variantenverteilung zu untersuchenden Population auch schon b und $\frac{\Sigma p a^2}{n}$ berechnet haben.

Als Hauptoperation bleibt also die Berechnung von Σpa^3 übrig.

Diese Berechnung geschieht ganz in der Weise, in der wir früher (S. 269) Σpa^2 berechnet haben, nur daß wir p , die Klassenfrequenzen resp. die Differenz der Frequenzen der korrespondierenden Klassen, mit a^3 anstatt mit a^2 zu multiplizieren haben.

Wir wollen nun die Berechnung von S nach der oben angegebenen Berechnungsformel an einem Beispiel durchführen und wählen wiederum die Variationsreihe der Schwanzflossenstrahlen von Skagen. Siehe S. 239 und 276 ff.

Wir berechnen zunächst $\frac{\Sigma pa^3}{n}$. Als A wählen wir die Klasse 54 resp. ihre Mitte.

Die korrespondierenden Klassen sind dann	55	56	57	58	59	60	61
	53	52	51	50	49	48	47
a (Abweichung von A)	1	2	3	4	5	6	7
a^3	1	8	27	64	125	216	343
Frequenz p der Plusklassen	111	74	37	16	4	2	1
„ p „ Minusklassen	134	96	58	23	13	2	5
Frequenzdifferenz	— 23	— 22	— 21	— 7	— 9	0	— 4
Multipliziert mit a^3 , also pa^3	— 23	— 176	— 567	— 448	— 1125	0	— 1372

Summe dieser Zahlen $\Sigma pa^3 = -3711$.

n ist gleich 703. Mithin $\frac{\Sigma pa^3}{n} = \frac{-3711}{703} = -5,279$.

Wir haben damit den Wert für das erste Glied unserer Gleichung berechnet.

Jetzt kommt das zweite Glied des Zählers, nämlich $3b \frac{\Sigma pa^2}{n}$.

b hatten wir früher (S. 279) berechnet als $-0,3286$.

$3b$ somit $= -0,9858$.

$\frac{\Sigma pa^2}{n}$ hatten wir ebenfalls schon berechnet als 4,647.

Somit ist $3b \frac{\Sigma pa^2}{n} = -0,9858 \times 4,647 = -4,58$.

Jetzt kommt das dritte und letzte Glied des Zählers unserer Formel, nämlich $2b^3$.

$b = -0,3286$, $b^3 = -0,03548$, $2b^3 = -0,07096$.

Wir setzen jetzt die gefundenen Werte für die drei Glieder der Paranthese unserer Gleichung ein:

$$\begin{aligned} \frac{\Sigma pa^3}{n} - 3b \frac{\Sigma pa^2}{n} + 2b^3 &= -5,279 - (-4,58) + (-0,071) \\ &= -5,279 + 4,581 - 0,071 \\ &= -0,769 \end{aligned}$$

Diese Summe, der Wert der ganzen dreigliedrigen Paranthese, ist durch $+\sigma^3$ zu dividieren.

σ haben wir früher berechnet als $\pm 2,131$; $\sigma^3 = \pm 9,677$.

Folglich ist die Schiefheitsziffer S des Variationspolygons der Schwanzflossenstrahlen der Skagener Steinbuttpopulation $= \frac{-0,769}{9,677} = -0,079$.

Das ist eine ganz unerhebliche Schiefeit, wie sich ja schon aus der Betrachtung des empirischen, der Normalkurve angepaßten Variationspolygons unmittelbar ergab (Fig. 86, S. 298).

Würden wir in derselben Weise die Schiefheitsziffer der entwickelten Reihe des Binoms $(2 + 1)^{40}$ berechnen, so würden wir $S = +0,078$ erhalten, und es ist damit zahlenmäßig bestätigt, daß bei einer so hohen Potenz die Asymmetrie der Reihe schon fast vollständig verschwunden ist.

Doch kehren wir nochmals zur Betrachtung des eben besprochenen, in Fig. 86, S. 298 dargestellten, asymmetrischen Variationspolygons (Zahl der Schwanzflossenstrahlen bei 703 Skagener Steinbutten) zurück, für das wir nach der von JOHANNSEN empfohlenen Formel eine Schiefheitsziffer von $-0,071$ herausgerechnet haben, so konstatieren wir, daß das negative Vorzeichen dieses Wertes mit den allgemein angenommenen Merkmalen der Schiefeit von Kurven in Widerspruch steht. Denn der Mittelwert ist bei der vorliegenden Kurve größer als die Mode, die Schwerpunktsordinate liegt rechts von der Gipfelordinate, was als charakteristisch für die Schiefeit einer Variationskurve gilt. Es wird wohl eine verborgene, negative Schiefeit vorhanden sein, auf deren Erörterung wir jedoch verzichten müssen.

Für die gewöhnlichen Bedürfnisse des Biologen genügt wohl die allgemein übliche PEARSONSche Formel für die Berechnung vergleichbarer Schiefheitsziffern, welche lautet:

$$S = \frac{\text{Mittelwert} - \text{Mode}}{\text{Standardabweichung}} = \frac{M - Mo}{\sigma}$$

Die Berechnung nach dieser sehr einfachen Formel bedarf gewiß keiner Erläuterung und es ist selbstverständlich, daß das Vorzeichen des sich dabei ergebenden Wertes der Schiefheitsziffer immer genau angibt, ob die Schiefeit in dem gewöhnlichen, oben angegebenen Sinne positiv oder negativ ist.

Die Schiefeit kann, wie wir schon wissen, sich dermaßen steigern, daß eine völlig einseitige Kurve zustande kommt. Solche Kurven, die von einem Gipfelpunkt beginnend nach rechts absteigen, oder auf der Abszisse beginnend bis zum Ende aufsteigen, so daß der Gipfel das $+$ -Ende darstellt, sind als Spezialfälle schiefer Kurven aufzufassen.

XL. Empirische und theoretische Mode schiefer, eingipfliger Variationspolygone. Yule-Pearsons Berechnungsweise der theoretischen Mode.

Es ist wohl hier der passendste Ort, auf den Unterschied aufmerksam zu machen, welchen die moderne Biometrik zwischen der empirischen und der theoretischen oder idealen Mode macht. Die empirische

Mode bezeichnet in einer klassifizierten Population von Ganzvarianten die Klasse mit der größten Frequenz, bei Klassenvarianten den Mittelpunkt Z des Spielraums der Klasse mit der größten Frequenz. Wir wissen, daß bei einer symmetrischen Variantenverteilung die Mode mit dem Mittelwert und der Mediane, in einem symmetrischen Variationspolygon die Modal-(Gipfel-)Ordinate mit der Schwerpunktsordinate und der Medianordinate zusammenfällt. Man wird von vornherein geneigt sein, der Mode bei asymmetrischen Variantenverteilungen eine größere Bedeutung beizumessen. Aber es muß sofort darauf hingewiesen werden, daß die empirische Mode, wenn sie bei Klassenvarianten die Mitte der frequentiertesten Klasse repräsentiert, etwas durchaus Willkürliches an sich hat. Denn ich habe doch die Größe des Klassenspielraums und seine Grenzen frei und willkürlich gewählt. Würde ich den Klassenspielraum weiter oder enger und die Klassengrenzen anders wählen, so würde sich die Lage der Mode ganz zweifellos etwas nach rechts oder nach links verschieben. Man sucht deshalb die theoretische oder die wirkliche Mode zu bestimmen. Die theoretische Mode ist der Fußpunkt des Gipfels derjenigen theoretischen Variationskurve, welche dem empirischen Variationspolygon am genauesten angepaßt ist. Wir erinnern uns, daß die Annäherung an die theoretische Kurve und damit auch die Genauigkeit der Bestimmung der Mode um so größer wird, je größer die untersuchte Population ist, je enger und zahlreicher ich deshalb unter Beibehaltung desselben Kurvenareals die Variantenklassen machen kann, je mehr also die Ecken des Variationspolygon aneinander rücken und je mehr dementsprechend dieses Polygon das Aussehen einer ausgeglichenen, ausgeglätteten Kurve annimmt. Der Fußpunkt des Gipfels einer solchen ideellen, vollkommen ausgeglichenen Kurve ist es nun, welcher als theoretische Mode bezeichnet wird.

Nun ist man eben nicht oder selten in der Lage, die statistischen Erhebungen auf eine sehr große Zahl von Varianten, auf viele Tausende auszudehnen. Würde man dies tun können, so würde ja die empirische Mode fast ganz genau mit der theoretischen zusammenfallen.

Es gibt eine recht exakte Methode, die wahrscheinliche theoretische, d. h. wahre Mode zu berechnen. Sie stützt sich auf ein Verfahren, ein empirisches Polygon ohne Vermehrung der Beobachtungen zu der ihm am genauesten angepaßten Variationskurve auszuglätten und abzurunden und den Fußpunkt des Gipfels dieser Kurve zu berechnen. Für uns ist aber diese Methode zu schwierig und kompliziert.

YULE (1896) und PEARSON (1902) haben nun auf empirischem Wege ein einfaches Verfahren gefunden, welches gestattet, die theoretische Mode für solche empirische, eingipfelige Variationspolygone genügend genau zu berechnen (und so ihre Gipfelspitze abzurunden), deren Schiefeit nicht gar zu groß ist. PEARL und SURFACE (1909) haben das Verfahren durch eigene Erfahrungen geprüft und zuverlässig befunden, nachdem CHARLIER dasselbe (1906) auch theoretisch begründet hatte. YULE fand folgende Regel, die wir an der von ihm entlehnten asymmetrischen Kurve der Figur 89 demonstrieren wollen. Mittelwert M und

theoretische Mode Mo liegen auf entgegengesetzten Seiten der Mediane Med . Liegt der Mittelwert rechts von (auf der Plusseite)

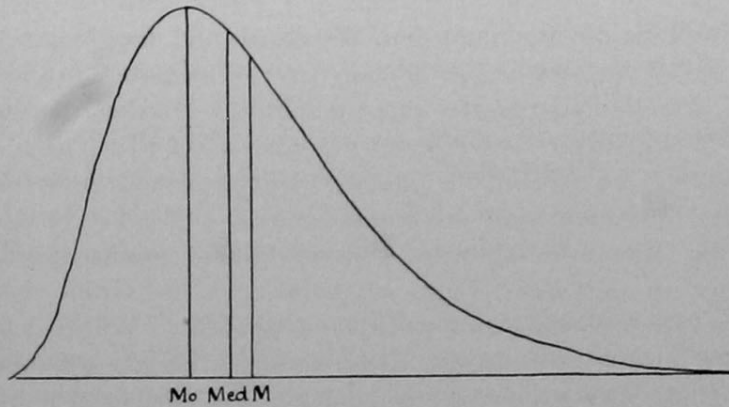


Fig. 89.

Eine schiefe, bzw. asymmetrische, theoretische Variationskurve, in deren Areal die Modalordinate Mo , die Medianordinate Med und die Mittelwerts- oder Schwerpunktsordinate eingetragen sind.

Nach YULE.

der Mediane, so liegt die theoretische Mode links von ihr (auf ihrer Minusseite) und umgekehrt. Dabei ist der Abstand der Mode von der Mediane doppelt so groß, als der Abstand des Mittelwertes von der Mediane (Fig. 89). Oder mit anderen Worten: die Mediane liegt am Ende des ersten Drittels der Strecke des Weges, wel-

cher vom Mittelwert zur Mode führt.

$$Mo = 3 Med - 2 M \text{ oder } Mo = M - 3 (M - Med).$$

Wir wollen die YULE-PEARSONSche Methode an einem empirischen Beispiel demonstrieren, das wir einer YULEschen Arbeit (1896) entnehmen. YULE machte für den 1. Januar 1891 eine statistische Erhebung über den Prozentsatz von Armen (welche eine öffentliche Unterstützung genossen) in 632 Bezirken von England und Wales. Varianten sind hier die Bevölkerungen der einzelnen Bezirke. Diese 632 Varianten teilte er in 16 Klassen ein. Klassenspielraum 0,5% der Bevölkerung. Er erhielt folgende Variationsreihe, deren zwar geringe Asymmetrie aber doch sofort kenntlich ist und auch durch das Polygon (Fig. 90) illustriert wird.

Arme in % der Bevölkerung (Klassenmitten)	1	1,5	2	2,5	3	3,5	4	4,5	5	5,5	6	6,5	7	7,5	8	8,5	ⁿ
Frequenz (Zahl der Bezirke)	18	48	72	89	100	90	75	60	40	21	11	5	1	1	0	1	632

Der Mittelwert M beträgt hier 3,289%, die Mediane 3,195%, die empirische Mode 3%, die theoretische (wahre) Mode nach der approximativen YULE-PEARSONschen Berechnung

$$\begin{aligned} Mo &= M - 3 (M - Med) \\ &= Mo = 3,289 - 3 \times 0,094 = 3,007\% \end{aligned}$$

Nach einer exakteren Methode berechnet ist die wahre Mode = 2,99%.

Als weitere Beispiele für die Leistungsfähigkeit der YULE-PEARSONschen einfachen Methode (verglichen mit einer für uns zu komplizierten biometrisch exakteren) zitieren wir nach YULE eine Tabelle der Frequenzverteilung der Armen (in Prozenten der Bezirksbevölkerungen) für die Jahre 1850, 1860, 1870, 1881 und 1891.

Jahr	Mittelwert	Mediane	Theoretische Mode, approximative Berechnung (YULE)	Theoretische Mode, exakte Berechnung
1850	6,508 %	6,261 %	5,767 %	5,815 %
1860	5,195 „	5,000 „	4,610 „	4,657 „
1870	5,451 „	5,380 „	5,238 „	5,038 „
1881	3,676 „	3,523 „	3,217 „	3,240 „
1891	3,289 „	3,195 „	3,007 „	2,987 „

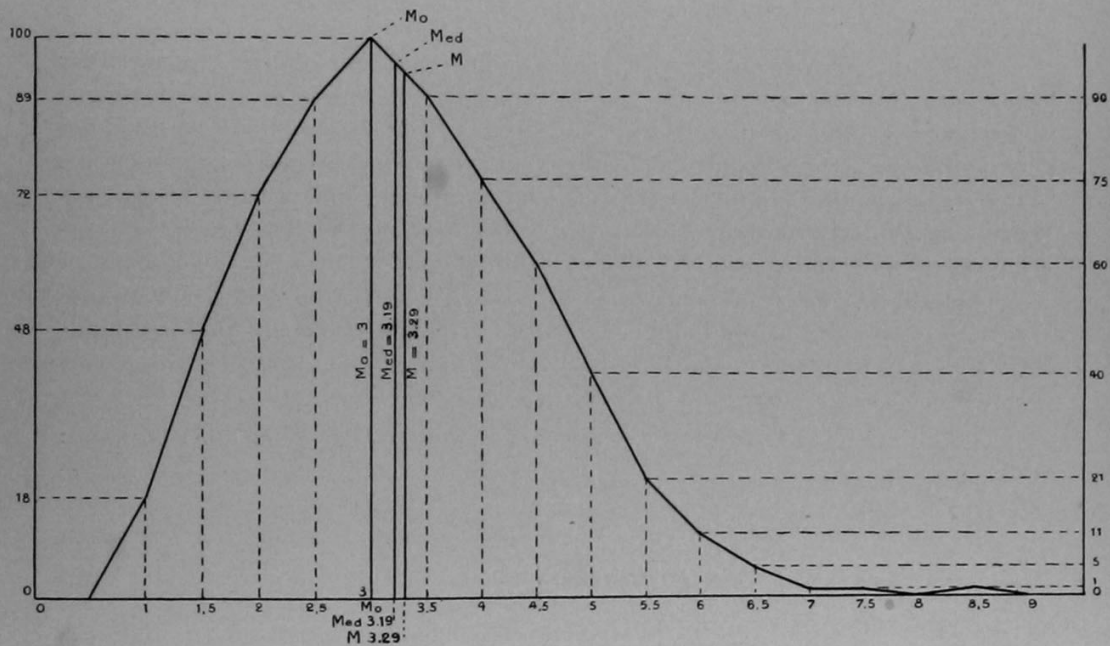


Fig. 90.

Das Variationspolygon für den Prozentsatz von Armen (Unterstützungsgenössigen) von 632 Bezirksbevölkerungen in England und Wales, nach der im Texte besprochenen Statistik von YULE. Die Abszissenskala gibt die Armen in Prozenten der Bezirksbevölkerungen, in Klassen von 0,5% Spielraum eingeteilt, an. Mo = Mode, Med = Mediane, M = Mittelwert.

XLI. Hochgipflige und tiefgipflige Variationskurven.

Hochgipflige Kurven sind solche, welche, der Normalkurve angepaßt, mit ihrem Gipfel mehr oder weniger weit über den Gipfel der Normalkurve emporragen. Der Unterschied in der Gipfelhöhe ist der Exzeß der hochgipfligen Kurve. Diese Konstante werde mit dem Symbol Ex bezeichnet. Tiefgipflige Kurven sind solche, welche der Normalkurve angepaßt, mit ihrem Gipfel mehr oder weniger weit unter demjenigen der Normalkurve zurückbleiben. Sie haben einen negativen Exzeß.

Der „biometrische“ Grund zunächst der Hochgipfeligkeit liegt darin, daß, verglichen mit der Frequenz entsprechender Variantenklassen der Normalkurve, die Frequenz der mittleren und der extremen Klassen zu groß und die Frequenz rechts und links auf dem halben Wege vom Gipfel zu den Seiten zu gering ist. Der Überschuß im Zentrum und an den Seiten wird durch ein Defizit in der Mitte zwischen beiden kompensiert. Man sagt, indem man die extremen Varianten vernachlässigt, daß Hochgipfeligkeit der Ausdruck geringer Variation sei.

Die biologische Deutung der Hochgipfeligkeit ist schwer und kann nur durch vergleichende Experimente an genotypisch einheitlichem Material ermittelt werden.

Bei der Aufsuchung einer Formel für den zahlenmäßigen Ausdruck der Größe des Exzesses mußte man darauf ausgehen, die stärkeren Abweichungen zu größerem Einfluß gelangen zu lassen. Das geschieht dadurch, daß man bei der Summation der Abweichungen höhere Potenzen der Abweichungen addiert. Wir werden gerade Potenzen verwenden; die ungeraden sind, wie wir wissen, geeignet, uns die zahlenmäßige Auskunft über das Maß der Schiefeit zu verschaffen. Man begnügt sich mit der vierten Potenz Σpa^4 .

Bei der theoretischen binomialen Verteilung stehen die geraden Potenzen von Σpa in einem ganz bestimmten Verhältnis zueinander, das als Ausgangspunkt für die Exzeßermittlung benutzt wird. Das Verhältnis von Σpa^4 zu Σpa^2 wird durch folgende Gleichung ausgedrückt:

$$\Sigma pa^4 = 3 \sigma^2 (\Sigma pa^2), \text{ aus welcher man die andere Gleichung ableiten kann: } \frac{\Sigma pa^4}{n} : \sigma^4 = 3.$$

Wenn bei einer der Normalkurve entsprechenden Verteilung der Varianten $\frac{\Sigma pa^4}{n} : \sigma^4 = 3$ ist, so ist selbstverständlich $\left(\frac{\Sigma pa^4}{n} : \sigma^4 \right) - 3 = 0$, d. h. der Exzeß ist bei einer der Normalkurve entsprechenden Variationskurve gleich null; die Gipfel der beiden Kurven sind gleich hoch.

Wird aber die Frequenz der stärker abweichenden Klassen größer, so wird ja das Verhältnis von Σpa^4 zu Σpa^2 verändert. Σpa^4 wird im Verhältnis zu Σpa^2 größer und $\frac{\Sigma pa^4}{n} : \sigma^4$ wird dann größer $>$ als 3. Die Differenz ist der zahlenmäßig ausgedrückte Exzeß, dessen theoretische Formel also lautet:

$$Ex = \left(\frac{\Sigma pa^4}{n} : \sigma^4 \right) - 3.$$

Auch hier wollen wir a durch b ersetzen. Das ist in der folgenden Berechnungsformel geschehen:

$$Ex = \left[\left(\frac{\Sigma pa^4}{n} - \frac{4b \Sigma pa^3}{n} + \frac{6b^2 \Sigma pa^2}{n} - 3b^4 \right) : \sigma^4 \right] - 3.$$

In dieser Formel kommen, mit Ausnahme von Σpa^4 , lauter bekannte Elemente vor. Denn die Werte für b , Σpa , Σpa^2 und Σpa^3 haben wir schon berechnen gelernt, als wir bei der biometrischen Behandlung zu untersuchender Popu-

lationen den Mittelwert M , die Standardabweichung σ und die Schiefheitsziffer S bestimmten.

Σpa^4 aber wird in ganz ähnlicher Weise berechnet, wie Σpa^2 , nur daß eben die Klassenfrequenzen p mit der 4. Potenz der Klassenabweichung, mit a^4 , anstatt mit der 2. Potenz (a^2) multipliziert werden müssen.

Wir wollen die Berechnung des Exzesses Ex an einem Beispiel durchführen und wählen zu diesem Zwecke die Zahl der Radiärkanäle der Meduse *Pseudoclytia pentata* [Fig. 91₂]¹⁾ nach den Zählungen, die A. G. MAYER (1901) an 996 Individuen dieser Spezies angestellt hat. $n = 996$.

Er erhielt folgende Reihe:

Variantenklassen (Zahl der Radiärkanäle)	2	3	4	5	6	7	8
Klassenfrequenz	1	8	56	860	64	6	1

Wir berechnen nun zunächst

$$b = \frac{\Sigma pa}{n} \text{ in der gewohnten Weise}$$

und erhalten $b = + 0,004$, wenn wir als Ausgangsklasse die Klasse 5 gewählt haben.

Der Mittelwert $A + b$ beträgt somit 5,004.

Wir berechnen nun $\frac{\Sigma pa^2}{n}$ in der gewohnten Weise und erhalten 0,1948.

Die Standardabweichung σ bestimmen wir leicht

nach der Berechnungsformel $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma pa^2}{n} - b^2}$, indem wir die gewonnenen Werte einsetzen: $\sigma = \pm \sqrt{0,1948 - 0,004^2}$.

b^2 wird hier so klein ($0,004^2 = 0,000016$), daß wir diese Größe vernachlässigen, d. h. gleich 0 setzen können (und das könnten wir um so eher für b^3 und b^4 tun). Wir haben also einfach $\sigma = \pm \sqrt{0,1948} = \pm 0,4414$.

Wir berechnen jetzt $\frac{\Sigma pa^3}{n}$ wiederum in der gewohnten Weise (S. 322) und erhalten — 0,008.

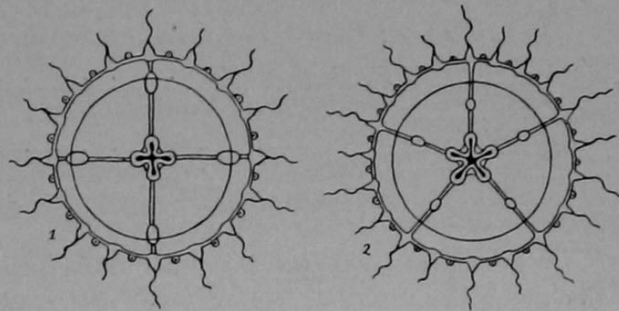


Fig. 91.

1. *Epenthesis folleata* MC. CRADY mit vier und 2. *Pseudoclytia pentata* A. G. MAYER mit fünf Radiärkanälen.

Nach A. G. MAYER.

¹⁾ *Pseudoclytia pentata* (Fig. 91₂) ist ein Vertreter der zu der Ordnung der Leptomedusen gehörigen Hydromedusen-Familie der Eucopiden. Im Gegensatz zu allen übrigen Hydromedusen (und auch der ganz nahe verwandten Form *Epenthesis folleata* McCrady, Fig. 91₁), bei denen die Grundzahl der Radialen konstant vier ist, ist bei *Ps. pentata*, wie die Statistik zeigt, die Zahl fünf für die Radiärkanäle, Mundlippen und Gonaden typisch.

Danach (beiläufig) die Schiefheitsziffer nach der JOHANNSENSchen Berechnungsformel:

$$S = \left(\frac{\sum pa^3}{n} - 3b \frac{\sum pa^2}{n} + 2b^3 \right) : \sigma^3$$

$$= (-0,008 - 0,012 \times 0,1948 + 0) : 0,4414^3$$

$$S = 0,0103 : 0,086 = 0,119$$

Wir kommen jetzt zur Berechnung von $\frac{\sum pa^4}{n}$. Diese wird folgendermaßen ausgeführt:

Die korrespondierenden Klassen sind	{	+ 6	7	8
		- 4	3	2
Die Klassenfrequenzen p sind		64	6	1
		56	8	1
Die Summen der Klassenfrequenzen sind . . .		120	14	2
Die Abweichungen a der Klassen von A sind .		1	2	3
Die vierten Potenzen dieser Abweichungen a^4 sind		1	16	81
Multipliziert mit den Frequenzsummen der korrespondierenden Klassen		120	14	2
Es ergeben sich folgende Produkte (pa^4) . . .	=	120	224	162
Somit $\sum pa^4$	=	506		
und $\frac{\sum pa^4}{n} = \frac{506}{996} = 0,508$				

Wir kennen jetzt den Wert sämtlicher Konstanten, die in der Formel zur Berechnung des Exzesses vorkommen, und wollen sie einsetzen.

Der Wert des ersten Gliedes in der Klammer $\frac{\sum pa^4}{n} = 0,508$.

Der Wert des zweiten Gliedes in der Klammer $\frac{4b \sum pa^3}{n} = 4 \times 0,004 \times -0,008 = -0,000128$.

Der Wert des dritten Gliedes in der Klammer $\frac{6b^2 \sum pa^2}{n} = 6 \times 0,000016 \times 0,1948 = 0,000019$.

Der Wert des vierten Gliedes in der Klammer $-3b^4 = 3 \times 0,004^4 = 3 \times 0,000000000256$.

Die Werte des dritten und vierten Gliedes in der Klammer sind so minimal, daß sie als 0 betrachtet werden können, und es bleiben in der Klammer die zwei ersten Glieder zurück, $0,508 - (-0,0001) = 0,5081$. Dieser Wert muß mit σ^4 , d. h. mit $0,4414^4 = 0,03795$ dividiert werden. $0,5081$ dividiert durch $0,03795$ gibt 13,389. Die Generalklammer hat also den Wert 13,389. Ziehen wir hiervon der Formel gemäß 3 ab, so erhalten wir für den Exzeß $Ex = 10,389$. Dieser starke Exzeß charakterisiert zahlenmäßig eine sehr hochgipfelige Variationskurve.

Wenn wir nun versuchen wollen, für die Variation in der Zahl der Radiärkanäle von *Pseudoclytia pentata* die hochgipfelige Variationskurve zu konstruieren

und dieselbe in der von uns früher erörterten, von JOHANNSEN empfohlenen Art graphisch der Normalkurve anzupassen, so stoßen wir auf Schwierigkeiten, die, wie Prüfung und Überlegung ergeben, davon herrühren, daß die Standardabweichung ($\sigma = 0,4414$) für die Verwendung dieser Methode zu gering und der Standardwert des Klassenspielraumes $\frac{\alpha}{\sigma} = \frac{1}{0,4414} = 2,266 \sigma$ infolgedessen zu groß wird.

Wir wollen immerhin¹⁾ das Verfahren versuchsweise durchführen, da dies für Ungeübte lehrreich ist. Wir folgen genau der Anleitung, die wir S. 297 ff. für die Anpassung des asymmetrischen Variationspolygons der Zahl der Flossenstrahlen einer Steinbuttpopulation an die Normalkurve gegeben haben und betrachten auch hier die Ganzvarianten als Klassenvarianten. Wir kennen die für die Durchführung des Verfahrens nötigen Konstanten:

$$M = 5,004$$

$$\sigma = \pm 0,4414$$

$$\text{Standardwert des Klassenspielraumes} = 2,266 \sigma$$

Wir erhalten folgende Tabelle:

Klassen. Zahl der Radiär- kanäle	Klassen- grenzen	Abwei- chungen α der Klassen- grenzen von M in Standard- werten	Summe der Varianten pro 10000 bis zur äußeren Klassen- grenze	Klassen- frequenz pro 1000. Theo- retische Zahlen	Klassen- frequenz pro 1000. Empirisch	Differenz gegenüber den theo- retischen Zahlen + oder —	Höhe der Klassenrecht- ecke in Einheiten der Ordinatenskala	
							für die theo- retische Frequenz	für die empirische Frequenz
							Klassenfrequenz, divi- diert durch rund 2,266	
2	1,5	— 7,940	—	—	1,00	+ 1,00	—	—
	2,5	— 5,674	50 000	—	—	—	—	—
3	3,5	— 3,408	49 967	0,33	8,03	+ 7,70	—	4,—
4	4,5	— 1,142	37 327	126,40	56,22	— 70,18	56,—	25,—
5	$M = 5,004$	0	36 949	742,76	863,44	+ 120,68	328,—	381,—
6	5,5	+ 1,124	49 965		64,26	— 65,90	57,—	28,—
7	6,5	+ 3,390	50 000	0,35	6,02	+ 5,67	—	3,—
8	7,5	+ 5,656	—	—	1,00	+ 1,00	—	—
	8,5	+ 7,922	—	—	—	—	—	—

Vergleichen wir in dieser Tabelle zunächst die empirische Klassenfrequenz mit der theoretischen, so ergibt sich auch hier, daß die empirischen Frequenzen

¹⁾ Diese Einschaltung ist die Folge einer brieflichen Erläuterung JOHANNSENS.

der Mittelklasse und der Flügelklassen gegenüber den theoretischen einen Überschuß, die intermediären Klassen jederseits aber ein Defizit aufweisen; die oben erwähnte biometrische Ursache der Hochgipfeligkeit.

Wir zeichnen jetzt, nachdem wir (siehe in der Tabelle die beiden letzten Kolonnen rechts) die Höhen der Klassenrechtecke in der Art. XXXI, S. 285 ff. angegebenen Weise berechnet haben, in unser Schema der Normalkurve das Treppen- oder Rechteckpolygon der empirischen Frequenzverteilung ein (Fig. 92) und zwar mit punktierten Linien. Da der Mittelwert (5,004) nur ganz unbedeutend von der Mode (5,000) abweicht, so können und müssen wir bei dem graphischen Verfahren diese Abweichung vernachlässigen. Würden wir nun in der gewohnten, bei engen Klassen, d. h. schmalen Rechtecken, hinreichend zuverlässigen Weise, die Mittelpunkte der Decklinien der Klassenrechtecke miteinander durch gerade Linien

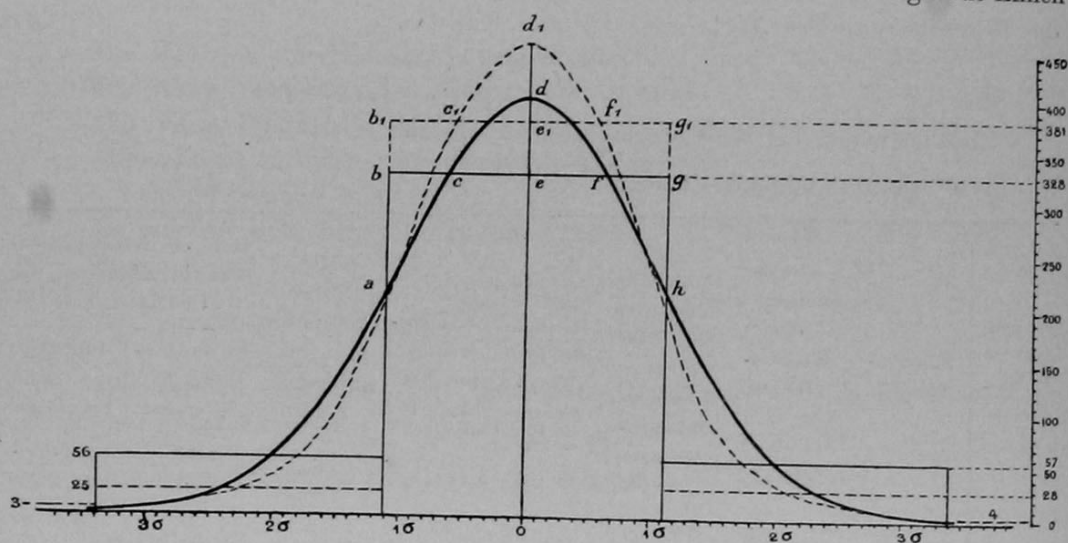


Fig. 92.

Treppenvolygon und Variationskurve, die Variabilität in der Zahl der Radiärkanäle der Meduse *Pseudoclytia pentata* darstellend. Das empirische Polygon ist mit punktierten, das theoretische mit ausgezogenen Linien dargestellt. Die empirische Variationskurve (punktiert) ist nach dem Augenschein der theoretischen Normalkurve angepaßt.

verbinden, so würden wir nicht eine hochgipfelige, sondern eine tiefgipfelige Kurve erhalten. Aber dieses Verfahren ist hier, wo die Klassenrechtecke so sehr breit sind (mehr als die doppelte Breite der Standardabweichung) unzulässig, denn es ist klar, daß jedem Klassenrechteck ein seitlich von den Grenzkordinaten begrenzter Kurvenbezirk von gleich großem Flächeninhalt entsprechen muß, während ja hier das entsprechende Kurvenareal bedeutend kleiner würde. Ohne kompliziertere geometrische Methoden kann man, um sich wenigstens davon zu überzeugen, daß in Tat und Wahrheit eine hochgipfelige Kurve vorliegt, ganz grosso modo sich so helfen, daß man versuchsweise den von den Grenzkordinaten der Mittelklasse eingeschlossenen Gipfelbezirk der Kurve in Anlehnung an die Normalkurve und in Berücksichtigung des Umstandes, daß die Kurve in den intermediären Bezirken rechts und links

Klassen sind hier hinreichend eng (Standardwert des Klassenspielraums $\frac{1}{1,609} = 0,62 \sigma$), um durch Anpassung des empirischen Variationspolygons an die Normalkurve mit der gewöhnlichen Methode die Hochgipfeligkeit in sehr deutlicher und genügend exakter Weise hervortreten zu lassen.

Bei den tiefgipfeligen Kurven wird der Exzeß, der in der nämlichen Weise wie bei den hochgipfeligen, berechnet wird, negativ. Ihr Gipfel erreicht den Gipfel der ihnen angepaßten Normalkurve nicht und ihre + - und - Enden erreichen die Abszissenachse früher. An diesen Stellen zeigen also

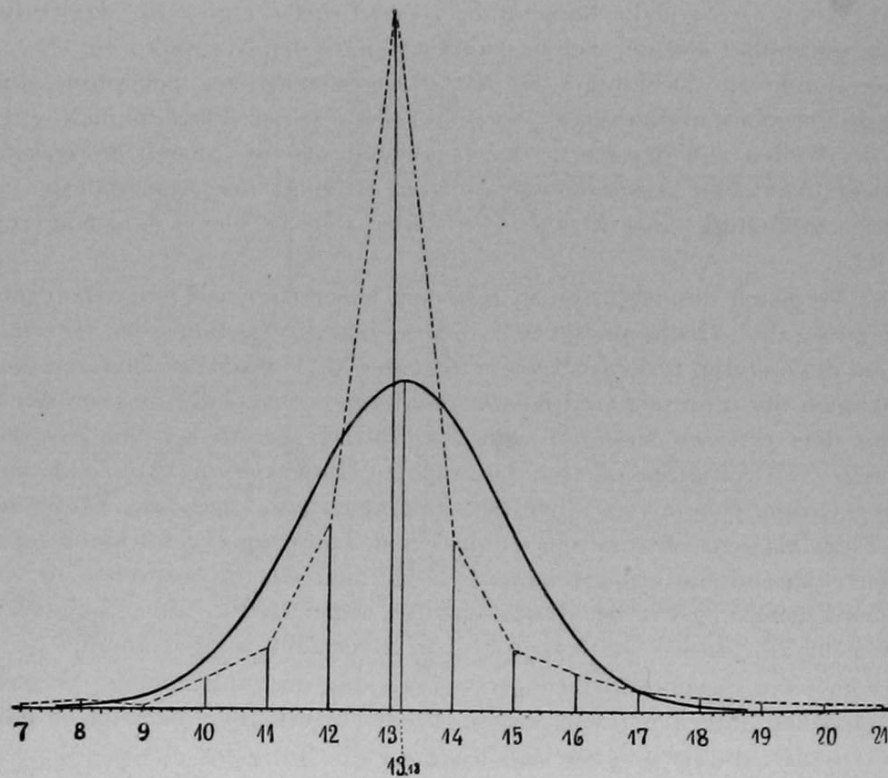


Fig. 93.

Eine hochgipfelige Variationskurve (nach LUDWIGS Zählungen der Randblüten von *Chrysanthemum segetum*) der idealen Binomialkurve angepaßt. Aus JOHANNSEN.

die Klassenfrequenzen im geraden Gegensatz zu den hochgipfeligen Kurven ein Defizit, dagegen rechts und links vom zentralen Defizit einen kompensierenden Überschuß. Bei zunehmender Tiefgipfeligkeit veranlaßt der an diesen Stellen zunehmende Frequenzüberschuß rechts und links neben einer zentralen Depression je eine Emporwölbung, und es entsteht eine zweigipfelige Kurve.

XLII. Zwei- und mehrgipfelige Variationspolygone (uni- und multimodale Variationskurven).

Die Bezeichnung sagt schon ohne weitere Erklärung, was man unter einer zwei- resp. mehrgipfeligen Kurve versteht. Eine solche Kurve entsteht, wenn in einer Variationsreihe die Klassenfrequenz mehr als einmal steigt und wieder fällt, so daß die entsprechende Kurve oder das Polygon mehr als einen Gipfel aufweist. Bei der rein mathematisch geometrischen Beurteilung solcher mehrgipfeliger Kurven kommt in Betracht 1. die Zahl der Gipfel, 2. ihre relative Höhe, 3. der Abstand der aufeinander folgenden Gipfel, 4. die Tiefe der Einsenkungen zwischen den aufeinanderfolgenden Gipfeln, 5. die Form der Gipfel. Gipfel können als Nebengipfel oder auch bloß als Höcker an einer Kurve auftreten.

Die biometrischen Methoden zur zahlenmäßigen Charakterisierung der mehrgipfeligen Kurven sind noch nicht genügend ausgearbeitet und ihre Anwendung für die meisten Biologen zu schwierig. Man hat es meistens mit zweigipfeligen Kurven zu tun und in den meisten Fällen wird die bloße Betrachtung der konstruierten Kurve genügen. Da für die Biologie immer die Vergleichung der Variationspolygone genotypisch einheitlicher Bestände systematisch nächstverwandter Organismen die Hauptsache ist, so wird man bei einer Untersuchung bestrebt sein, sich möglichst gleichmäßig große Populationen zu verschaffen und man wird, falls dies nicht möglich ist, die zu vergleichenden Populationen wenigstens rechnerisch gleich groß machen und die Ordinaten, wie die Abszissenskalen so einrichten, daß die Variationspolygone einander möglichst angepaßt sind.

Bevor wir weiteres zur geometrischen Charakterisierung der mehrgipfeligen Kurven mitteilen, müssen wir sagen, was die Biometriker unter *falscher Mehrgipfeligkeit* verstehen. Solche falsche Mehrgipfeligkeit entsteht leicht, wenn die untersuchte Population zu klein ist, so daß der in diesem Falle eine sehr große Rolle spielende Zufall sehr leicht an verschiedenen Stellen den Klassen mehr resp. weniger Varianten zuweist, als ihnen nach der idealen, theoretischen Verteilung (nach Untersuchung einer Riesenpopulation) zukommt. Solche fehlerhafte Gipfel würden rasch geebnet und ausgeglichen, wenn nur der Forscher die Untersuchung auf eine größere Zahl von Varianten ausdehnen würde. Falsche Mehrgipfeligkeit kann auch leicht entstehen, wenn man die Klassen zu eng macht. So ist die Mehrgipfeligkeit des Variationspolygons unseres Kiesmaterials, das wir in Klassen mit 1 mm Spielraum eingeteilt haben, offenbar eine falsche, d. h. nur scheinbare. Bei der Zusammenlegung der Klassen zu solchen mit 2 mm und sodann mit 3 mm Spielraum verschwand ja die Mehrgipfeligkeit. Beide Fehlerquellen kombiniert, vergrößern natürlich die Wahrscheinlichkeit des Zustandekommens bloß scheinbarer Mehrgipfeligkeit. Es ist ferner klar, daß auch unpassende Klassifikation, Verwendung ungenauer Meßinstrumente (unexakt eingeteilte Skalen, unexakte Gewichte usw.) und persönliche Fehler des Beobachtenden eine Fehlerquelle in der hier erwähnten Richtung bilden können.

Wir beschränken uns im folgenden auf die *zweigipfeligen* Kurven, über deren *biologische* Bedeutung JOHANNSEN eine für den gegenwärtigen

Stand der Wissenschaft erschöpfende und in der Klarheit sowohl wie in der Schärfe des Raisonnements vorbildliche Darstellung gegeben hat.

Die Biometriker sprechen von einem *Divergenzindex* der Moden (der Fußpunkte der Gipfel) einer zwei- (oder mehr-) gipfeligen Kurve. Dieser Divergenzindex gibt den Abstand der Moden an, ausgedrückt in Standardabweichungseinheiten. Die zweigipfelige Kurve ist eine komplexe Kurve und wird hier als aus zwei einfachen Kurven zusammengesetzt betrachtet. Der Berechnung wird die Standardabweichung derjenigen Elementarkurve zugrunde gelegt, bei welcher sie am größten ist, d. h. bei welcher die Variabilität am größten ist. DAVENPORT schlägt vor, als Maßeinheit die dreifache Standardabweichung zu benutzen. Für uns mathematisch ungenügend Geschulte hat dieser Index nur akademische Bedeutung, da wir nicht imstande sind, die Standardabweichung jeder Elementarkurve genau zu berechnen. Das könnten wir nur tun, wenn wir den Verlauf jeder Elementarkurve an der Stelle kennen würden, wo die beiden Elementarkurven ineinander übergreifen. Aber wie sollen wir diese Grenzberührung vornehmen?

Die Biometriker sprechen auch von einem *Isolationsindex*. Dieser gibt das Verhältnis der Einsenkung zwischen den zwei Moden zu der Länge (Höhe) der niedrigeren Mode (Gipfelordinate) an. Es ist klar, daß das Maximum der Isolation dann erreicht ist, wenn diese Einsenkung unten die Abszissenachse erreicht, wenn die beiden Moden die Gipfel zweier benachbarter, aus derselben Ebene emporragender getrennter Berge sind. Die Isolation nimmt ab, je mehr die Gipfel der Elementarkurven sich gegeneinander zu bewegen, bis als Ende der Zweigipfeligkeit eine tiefgipfelige unimodale Variationskurve entsteht.

Um den Abstand zweier Gipfel, d. h. richtiger, den Abstand zweier Gipfelordinaten oder zweier Gipfel Fußpunkte zu messen, benutzt man vielfach anstatt der empirischen Gipfel die sogenannten theoretischen oder idealen Gipfel. Die Berechnung wird dann etwas zuverlässiger. Ist die Kurve rechts und links vom empirischen Gipfel auf eine ansehnliche Entfernung symmetrisch, so darf man annehmen, daß die theoretische Mode mit der empirischen übereinstimmt. Ist die Gipfelpartie asymmetrisch, so berechnet man die theoretische Mode roh und approximativ in folgender Weise. Man berechnet den Mittelwert der Gipfelbezirkklassen, benutzt also nicht ausschließlich die Klasse mit der größten Frequenz, sondern auch die Klasse oder die zwei Klassen rechts und links von ihr. Der Mittelwert dieses Gipfelbezirktes stellt approximativ den Wert der theoretischen Mode der betreffenden Elementarkurve dar¹⁾.

Wir wollen nun zunächst ein zweigipfeliges Variationspolygon demonstrieren, das einer empirischen Beobachtungsreihe entspricht und wollen das be-

¹⁾ Die YULE-PEARSONSche-Methode zur Bestimmung der theoretischen Mode hilft uns hier nichts, da sie nur für eingipflige Kurven anwendbar ist. Wenn nun aber auch angenommen wird, daß die zweigipflige Kurve aus zwei eingipfligen zusammengesetzt ist, so ist doch die Verteilung des gemeinsamen Kurvenareals auf die beiden Elementarkurven und damit die Berechnung des Mittelwertes und der Mediane mehr oder minder willkürlich. Die YULE-PEARSONSche Berechnungsformel für die theoretische Mode setzt aber den Mittelwert und die Mediane als bekannt voraus.

kannte und viel zitierte Beispiel der Länge der Zangen (Scheren) am Ende des Hinterleibs des gemeinen Ohrwurmes (*Forficula auricularia*) wählen, deren Variabilität BATESON an einem Material von 582 Individuen von den Farne-Inseln bei Northumberland untersucht hat. Er teilte das Material in Klassen mit 0,5 mm Spielraum ein, so daß er beispielsweise Zangen von 2,75 mm bis 3,25 mm zu der 3 mm-Klasse, Zangen von 3,25 mm bis zu 3,75 mm zu der 3,5 mm-Klasse rechnete. Er erhielt folgende Variationsreihe:

Variantenklassen (Scherenlänge in mm)	3	3,5	4	4,5	5	5,5	6	6,5	7	7,5	8	8,5	9
Klassenfrequenz	64	125	52	7	12	24	42	42	90	68	44	8	6

Dieser Variationsreihe entspricht das nachfolgende Variationspolygon (Fig. 94).

Wir könnten für dieses Polygon in der gewohnten Weise die üblichen Konstanten berechnen. Diese Bestimmungen wären aber mit Ausnahme derjenigen für den Exzeß wertlos.

Es leuchtet ohne weiteres ein, daß z. B. der berechnete Mittelwert in keiner Weise auf das Vorhandensein einer zweigipfeligen Kurve und gar erst von der vorliegenden Form schließen ließe. Der Exzeß hat einen Wert von — 1,56, was eben das Gegenteil von Hoch-

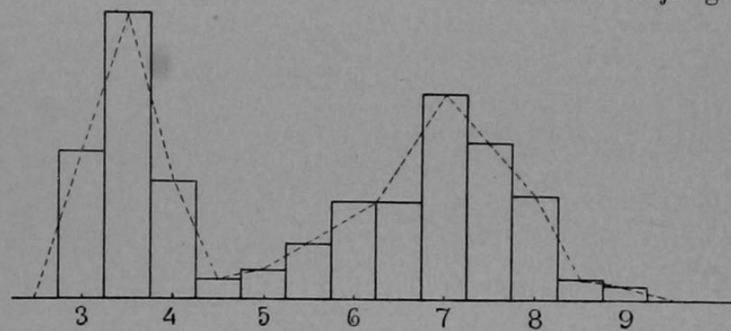


Fig. 94.

Variationspolygon (Treppen- und Eckenpolygon) der Zangenlänge der BATESONschen Population von 582 *Forficula*-individuen.

Aus JOHANNSEN.

gipfeligkeit bedeutet. Im vorliegenden Fall ist der Gipfel so eingesunken, daß er zur tiefsten Stelle der Einsenkung geworden ist.

Was die biologische, sagen wir biogenetische Bedeutung der zwei- und mehrgipfeligen Kurven anbetrifft, so gilt dasselbe, was wiederholt von den Kurven und Variationsreihen gesagt worden ist: Die bloße mathematische Untersuchung gibt uns hierüber gar keine irgendwie sichere Auskunft, sondern nur das biologische Experiment. Immerhin gibt die Form der Kurve Fingerzeige für die biologische Untersuchung. Die allgemein verbreitete Auffassung ist die, daß eine bi- oder multimodale Kurve entweder der Ausdruck dafür ist, daß in der Population Individuen von zwei oder mehr Typen, Rassen, Varietäten oder Sippen anderer Art gemischt enthalten sind, oder dafür, daß die untersuchte Organismenart di- oder polymorph ist.

Im vorliegenden Falle scheinen die Individuen zu zwei Formengruppen zu gehören. Für die eine Formengruppe wäre eine Scherenlänge von ca. 3,5 mm typisch, für die andere eine solche von ca. 7 mm (Fig. 95). Um diese typischen Werte gruppieren sich die Individuen der beiden Gruppen in der für die Modifikabilität (fluktuierende Variation) charakteristischen Weise, wobei diese in der ersten Gruppe kleiner als in der zweiten ist und die erste Gruppe mit ihren extremen Plusvarianten noch etwas in das Gebiet der extremen Minusvarianten der zweiten Gruppe übergreift (transgressive Variabilität).

Wir nehmen an, wir kennen nur das mitgeteilte, nackte Resultat der BATESONschen statistischen Untersuchung über die Zangenlängen der 583 Ohrwürmer und wüßten nichts davon, daß ihr biologische Erhebungen vorausgegangen sind und sie begleitet haben.

Welche biologische Bedeutung haben die beiden konstatierten Typen? Darüber gibt uns auch die raffinierteste biometrische Untersuchung keine zuverlässige Auskunft. Repräsentieren sie am Ende verschiedene Arten? Oder verschiedene Varietäten? Oder handelt es sich um Geschlechtsdimorphismus? Oder ist es ein vom Geschlecht unabhängiger Dimorphismus? Oder repräsentieren sie verschiedene Stadien der Metamorphose? Solche Fragen ließen sich vermehren. Wir wollen uns mit diesen begnügen und uns nun überlegen, wie wir es anzustellen haben, um sie zu beantworten.

Erste Frage. Handelt es sich um verschiedene Arten? Die meisten Biologen würden sich, um diese Frage zu beantworten, damit begnügen zu untersuchen, ob sich die beiden Formengruppen auch noch durch mehrere andere Merkmale scharf genug unterscheiden. Strengeren Anforderungen genügt aber diese Feststellung nicht, wenigstens nach der Ansicht derjenigen Zoologen, welche als Kriterium spezifischer Verschiedenheit von zwei Formen die Un-

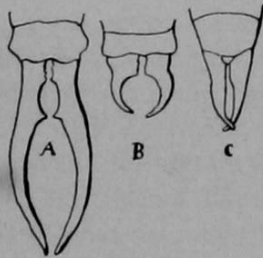


Fig. 95.

Die Zangen am Ende des Abdomens des gemeinen Ohrwurms (*Forficula auricularia*). A Zange eines Männchens des größeren und B des kleineren Typus. C Zange der Weibchen. Alle drei bei gleicher Vergrößerung dargestellt. Nach DAVID SHARP.

fruchtbarkeit resp. die Unfruchtbarkeit ihrer Bastarde betrachten. Wir müßten also Individuen der beiden Gruppen paaren, und, um ganz sicher zu sein, —Varianten der ersten Gruppe mit +Varianten der zweiten zu kreuzen versuchen. Wir haben nun mitzuteilen, daß in der Tat der größere Typus mit den längeren Zangen, der auch anderswo in England vorkommt, von STEVENS (1835) als eine besondere von *auricularia* abweichende Art: *F. forcipata* betrachtet worden ist. Kreuzungsversuche wurden freilich, man darf wohl leider sagen, selbstverständlich nicht angestellt.

Zweite Frage. Handelt es sich um Varietäten? Sind die —Varianten der ersten Gruppe gepaart mit den +Varianten der zweiten Gruppe unbeschränkt fruchtbar, so sind die beiden Gruppen in der Tat vielleicht Varietäten. Das würde dann wahrscheinlich sein, wenn Individuen, die unzweifelhaft dem ersten Typus angehören, miteinander gepaart, unter gleichen sonstigen Bedingungen eine Nachkommenschaft liefern würden, die sich in der nämlichen charakteristischen Weise von der Nachkommenschaft der zweiten Gruppe unterscheiden würde, wie der elterliche Typus. Es müßte dann aber erst noch untersucht werden, ob nicht jede Varietät in Wirklichkeit bloß einen Phänotypus, ein Gemenge noch untergeordneterer Biotypen darstellt, deren Variabilität sich aber innerhalb der Grenzen der phänotypischen Gruppe hält.

Dritte Frage. Handelt es sich vielleicht um geschlechtlichen Dimorphismus? Diese Frage wäre natürlich am leichtesten zu entscheiden. Man müßte eine größere Anzahl von unzweifelhaften Repräsentanten sowohl der einen als der anderen Gruppe anatomisch untersuchen, um zu sehen, ob alle Repräsentanten der einen Gruppe dem einen und alle Repräsentanten der anderen dem anderen Geschlecht angehören. Ist dies nicht der Fall, finden sich in jeder Gruppe sowohl Männchen als Weibchen, so kann man an die nächste Frage denken.

Vierte Frage. Handelt es sich vielleicht um einen vom Geschlecht unabhängigen Dimorphismus? Diese Frage ließe sich nur experimentell entscheiden. Man müßte typische Repräsentanten (vielleicht Minusvarianten) der ersten Gruppe miteinander paaren und ebenso typische Repräsentanten (vielleicht Plusvarianten) der zweiten Gruppe. Wenn dann die Nachkommenschaftspopulationen der ersten Gruppe sowohl als auch diejenigen der zweiten Gruppe wieder dieselbe charakteristische zweigipfelige Variationskurve aufweisen würden, wie die gemeinsame Mutterpopulation, dann würde es sich zwar offenbar um echten Dimorphismus, aber nicht um geschlechtlichen handeln.

Unsere dritte und vierte Frage sind nun freilich, wenigstens teilweise, illusorisch. Die äußeren Geschlechtsunterschiede bei *Forficula* waren schon längst bekannt, als BATESON seine Statistik anstellte und sie waren auch ihm bekannt. Die Zangen der Weibchen (Fig. 95C) sehen in der Tat ganz

anders aus als die der Männchen (Fig. 95A und B). Aber die Unterschiede beziehen sich mehr auf die Form als auf die Länge. Und die weiblichen Zangen sind viel weniger variabel als die männlichen und gehören nicht zu zwei verschiedenen Längentypen. Tatsächlich bezieht sich die BATESONSche Statistik nur auf 583 Männchen einer Population von 1000 Ohrwurmexemplaren, die er, die Weibchen und beide Formen der Männchen in größeren Gesellschaften vermischt, unter Steinen gesammelt hatte.

Was nun die fünfte Frage anbetrifft: handelt es sich vielleicht um zwei verschiedene Stadien der Metamorphose, so setzt ihre Beantwortung natürlich wiederum eine genaue Kenntnis der Morphologie aller Stadien der Metamorphose voraus. Es war nun BATESON schon bekannt, daß sich die völlig erwachsenen, geschlechtsreifen Männchen und Weibchen leicht an der Form und Größe der ausgebildeten Flügeldecken erkennen lassen. Er hatte überhaupt nur erwachsene, geschlechtsreife Exemplare gesammelt. Die fünfte Frage war also, für ihn, von vornherein ausgeschlossen.

Wenn nun die biologischen Feststellungen zur Verneinung aller der fünf im vorstehenden gestellten Fragen führten, so wäre guter Rat teuer. Es wäre dann am wahrscheinlichsten, daß die zweigipfelige Kurve bloß fluktuierende Variabilität, Modifikabilität, darstellt als Folge der Einwirkung besonderer, wahrscheinlich scharf geschiedener, aber erst noch zu ermittelnder Existenzbedingungen, die auf die verschiedenen Individuen der Population verschieden einwirken. BATESON hat auch hierauf geachtet; aber nicht die geringste Spur einer solchen scharfen Verschiedenheit der Lebenslage feststellen können.

Die biologische Bedeutung der Zweigipfeligkeit der Variationskurve der männlichen Population von *Forficula auricularia* bleibt also vor der Hand noch völlig rätselhaft.

Wir haben hier angenommen, daß es sich um einen stabilen, in jeder Generation wiederkehrenden Dimorphismus handle. Nun könnten wir es aber auch mit Dimorphismus von Generationen zu tun haben. Ein Beispiel! Bei *Polystomella crispa* (einem polythalamem, perforaten Foraminifer) besteht ein Generationswechsel zwischen einer makrosphärischen und einer mikrosphärischen Generation. Die Anfangskammer (Embryonalkammer) der Schale der ersteren ist viel größer als die der letzteren. Eine Probe *Polystomella*-Schlamm wird ganz sicher sowohl makrosphärische als mikrosphärische Individuen enthalten und die entsprechende Variationskurve würde sehr deutlich zweigipfelig sein, vielleicht sogar in zwei getrennte eingipfelige Kurven zerfallen. Die Doppelkurve aber gibt uns keine Auskunft über die biologische Bedeutung der beiden „Typen“. Sind es verschiedene Arten? Oder verschiedene Varietäten? Oder Männchen und Weibchen? Oder handelt es sich um stabilen Dimorphismus? Oder um Generationswechsel? Nur die Zucht konnte hier entscheiden. Sie entschied im Sinne des Generationswechsels. Die Nachkommen des ersten Typus gehören dem zweiten und die Nachkommen des zweiten dem ersten Typus an.

Um zu zeigen, wie zweigipfelige und eingipfelige, komplexe Kurven zustande kommen können, wollen wir in Anlehnung an JOHANNSENS in gewohnter Weise luzide Darstellung uns des folgenden Veranschaulichungsmittels bedienen. Gesetzt, wir haben es mit zwei „Typen“ zu tun. Bei beiden werde die Variabilität durch die entwickelte Binomialreihe $(1 + 1)^6$ ausgedrückt. Wir erhalten so immer sieben Variantenklassen. Klassenspielraum (bei Klassenvarianten) oder Klassendistanz (bei Ganzvarianten) = 1.

Wir wollen die niederste Klasse des „niedrigeren“ Typus ganz willkürlich als Klasse 7 bezeichnen, wobei wir uns nach Belieben sieben Maß- oder sieben Gewichtseinheiten oder sieben Ganzvarianten (Zahl der Radiärkanäle, Tentakel, Wirbel, Segmente usw.) vorstellen. Anstatt „Typus“ können wir setzen: Art, Rasse, Varietät usw. oder Geschlecht (männliches oder weibliches) oder Form I und II bei stabilem Dimorphismus oder Generation I und II bei dimorphen Generationen oder Jahrgang I und II, wenn sie recht verschieden ausgefallen sind, oder

Altersklasse I und II usw. usw. Wir kombinieren zwei verschiedene Grade des Unterschiedes der beiden Typen mit zwei verschiedenen Stärkegraden der Vertretung (Repräsentation) eines jeden Typus.

Typus I und II stark verschieden.

Vertretung (Gesamtzahl der Varianten n) der beiden Typen gleich.

Vertretung der Typen I und II im Verhältnis 1 : 9.

Typus I und II weniger verschieden.

Vertretung der beiden Typen gleich.

Vertretung der Typen I und II im Verhältnis 1 : 9.

Erste Kombination.

Die beiden Typen stark verschieden, aber durch die gleiche Zahl von Individuen vertreten (gleiche Repräsentanz).

Variantenklassen	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Gesamtfrequenz n
Typus I, Klassenfrequenz . .	1	6	15	20	15	6	1						64
Typus II, „						1	6	15	20	15	6	1	64
Typus I und II in einer Population vermischt:													
Frequenz	1	6	15	20	15	7	7	15	20	15	6	1	128
In Prozenten	1	5	12	15	12	5	5	12	15	12	5	1	100

* Gebiet der Transgression, wo sich die + -Varianten des niederen Typus I mit den — -Varianten des höheren Typus II vermischen.

Es tritt hier eine schöne Zweigipfeligkeit auf, wie auch das nachstehende Variationspolygon zeigt (Fig. 96).

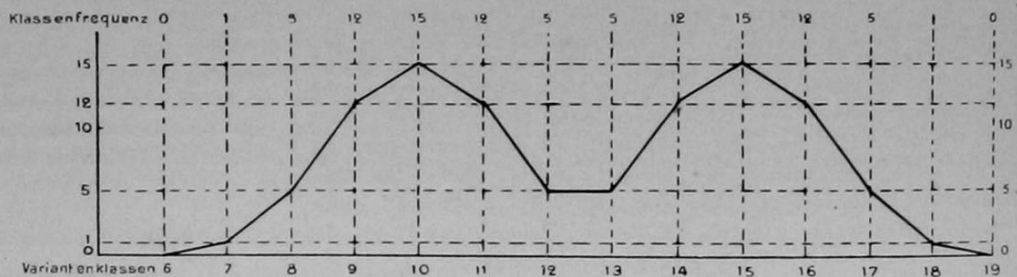


Fig. 96. Erläuterung im Text.

Zweite Kombination.

Die beiden Typen sind so stark verschieden, wie bei der ersten Kombination, aber der zweite Typus ist durch neunmal zahlreichere Individuen repräsentiert als der erste (sehr ungleiche Repräsentanz).

Variantenklassen	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Gesamtfrequenz n
Typus I, Klassenfrequenz . .	1	6	15	20	15	6	1						64
Typus II, „						9	54	135	180	135	54	9	576
Beide Typen vermischt:													
Klassenfrequenz	1	6	15	20	15	15	55	135	180	135	54	9	640
In Prozenten	1	2	3	2	2	2	9	21	28	21	9	1	100

* Gemeinsames Gebiet, Gebiet der Transgression.

Hier ist die Zweigipfeligkeit nur sehr wenig ausgeprägt, wie auch das nachstehende Variationspolygon zeigt (Fig. 97).

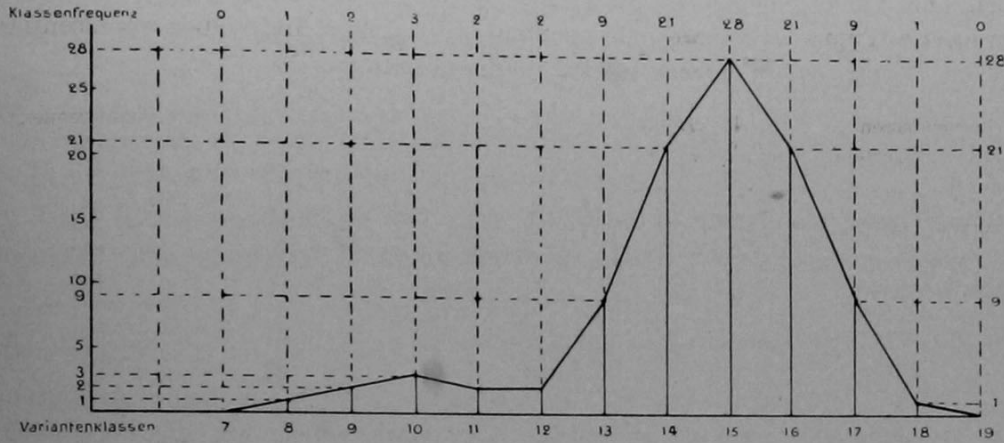


Fig. 97. Erläuterung im Text.

Dritte Kombination.

Die beiden Typen sind weniger stark verschieden. Beide sind durch die gleiche Zahl der Individuen repräsentiert (gleiche Repräsentanz).

Variantenklassen	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	Gesamtfrequenz n
Typus I, Klassenfrequenz	1	6	15	20	15	6	1				64
Typus II, „				1	6	15	20	15	6	1	64

Beide Typen vermischt:

Klassenfrequenz	1	6	15	21	21	21	21	15	6	1	128
In Prozenten	1	5	12	16	16	16	16	12	5	1	100

*

* Gemeinsames Gebiet der Transgression.

Bei dieser Kombination ist von Zweigipfeligkeit nichts mehr zu bemerken, dagegen entsteht eine ausgesprochen tiefgipfelige Kurve, wie auch das nachstehende Variationspolygon zeigt (Fig. 98).

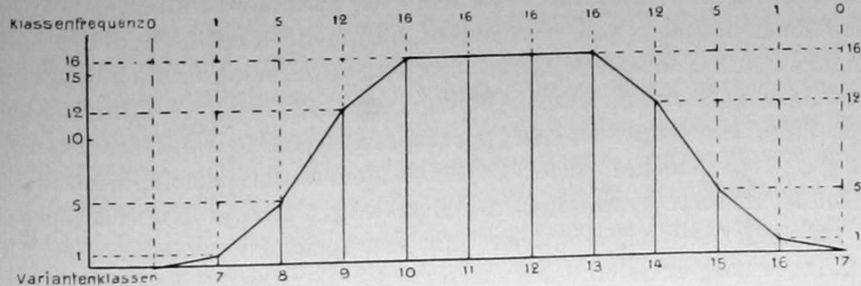


Fig. 98. Erläuterung im Text.

Vierte Kombination.

Die beiden Typen sind weniger verschieden als bei dem ersten und zweiten Beispiel. Ihre Verschiedenheit ist die gleiche wie bei der dritten Kombination. Allein der zweite Typus ist hier durch neunmal zahlreichere Individuen repräsentiert (sehr ungleiche Repräsentanz).

Variantenklassen	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	Gesamtfrequenz n
Typus I, Klassenfrequenz . .	1	6	15	20	15	6	1				64
Typus II, „				9	54	135	180	135	54	9	576
Beide Typen vermischt:											
Klassenfrequenz	1	6	15	29	69	141	181	135	54	9	640
In Prozenten		1	2	5	10	22	28	21	9	1	100

* Gebiet der Transgression.

Es zeigt hier die Kurve der gemischten Population keine Andeutung von Zweigipfeligkeit; sie ist eingipfelig, aber stark schief, wie die Figur zeigt (Fig. 99).

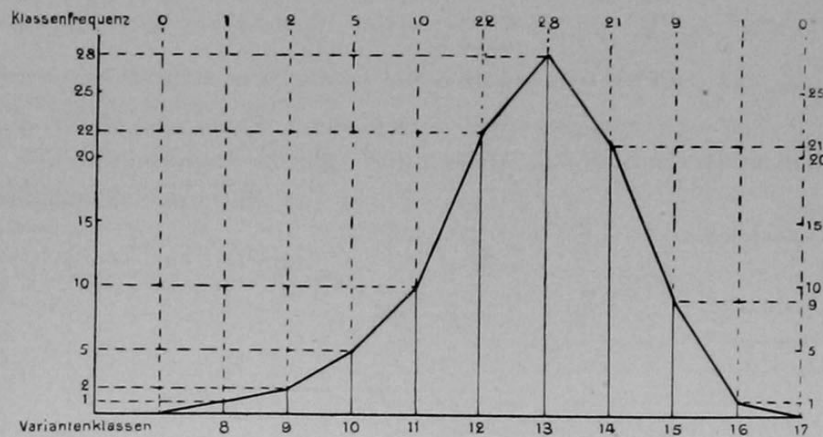


Fig. 99. Erläuterung im Text.

Diese Darlegungen bedürfen nach unserem Erachten keines weiteren Kommentars.

Wir wollen zum Schluß mit einem Zahlenexperiment, ähnlich den vorstehenden, noch einen anderen Fall illustrieren, der nicht außerhalb der Möglichkeit des tatsächlichen Vorkommens liegt: Die Variation innerhalb einer Population kann sich durch eine symmetrische, eingipfelige Kurve ausdrücken lassen und doch kann die einen Phänotypus repräsentierende Population aus einem Gemenge verschiedener reiner Typen bestehen, die alle (z. B. infolge fixen Dimorphismus) in ihrer Variabilität durch zweigipfelige Kurven repräsentiert werden. Das folgende Beispiel operiert mit fünf verschiedenen, dimorphen Typen: I, II, III, IV, V, die auch eine verschiedene Repräsentanz (Zahl der Individuen) im Verhältnis 1 : 2 : 2 : 4 : 4 aufweisen.

Variantenklassen 7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	Gesamt-	
Typus I, Klassenfrequenz			1	6	15	20	16	12	16	20	15	6	1		frequenz n	
„ II, „		2	12	30	40	32	24	32	40	30	12	2			128	
„ III, „				2	12	30	40	32	24	32	40	30	12	2	256	
„ IV, „	4	24	60	80	64	48	64	80	60	24	4				256	
„ V, „					4	24	60	80	64	48	64	80	60	24	4	512
Alle 5 Typen, kombiniert																512

Alle 5 Typen gemischt:

Klassenfrequenz . . . 4	26	73	118	135	154	204	236	204	154	135	118	73	26	4	1664
In Prozenten, rund	2	4	7	8	9	12	14	12	9	8	7	4	2		100

Die nachstehende Figur 100 zeigt das diese Variantenverteilung repräsentierende, völlig symmetrische und eingipfelige Variationspolygon.

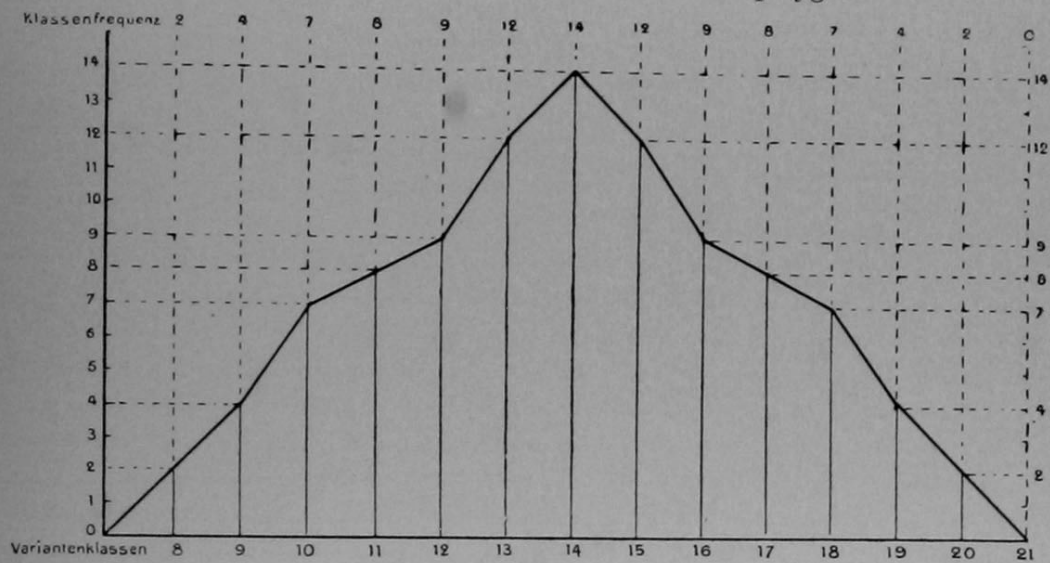


Fig. 100. Erklärung im Text.

G. Einiges zur Biometrik der qualitativen oder alternativen Variation.

XLIII. Zur Orientierung.

Wir haben zu Beginn unserer Darstellung, S. 210, der quantitativen oder Reihenvariation die qualitative oder alternative Variation gegenübergestellt. Der ersteren unterliegen Merkmale, die in verschiedenem Maße, verschiedenem Grade oder verschiedener Zahl ausgebildet sein können; die gewogen, oder gemessen, oder gezählt werden können. Die Verschiedenheit eines Merkmals läßt sich zahlenmäßig ausdrücken und die gewonnenen Zahlen lassen sich in Reihen anordnen. Eine solche Reihe gibt über die Variation eines einzigen Merkmals innerhalb einer Population, beispielsweise über die Verschiedenheit der Haarlänge, des Körpergewichtes, der Zahl der Flossenstrahlen usw., Auskunft.

Die Variationslehre muß sich aber auch mit Unterschieden zwischen vergleichbaren Varianten beschäftigen, die sich nicht oder wenigstens zurzeit noch nicht wägen oder messen oder zählen, die sich nicht oder noch nicht zahlenmäßig ausdrücken lassen. Es handelt sich um qualitative Verschiedenheiten und man spricht von alternativer Variation.

Ich sammle in einer Hecke alle erwachsenen Gartenschnecken der Spezies *Tachea (Helix) hortensis* Müll. Es finden sich darunter Exemplare mit roter, solche mit brauner, solche mit violetter, andere mit orangegelber und wiederum andere mit blaßgelber Schale. Die Schalen sind entweder rot oder braun oder orangegelb usw. Die Unterschiede lassen sich nicht, sagen wir besser, noch nicht objektiv zahlenmäßig darstellen, sondern vorläufig bloß subjektiv beschreiben. Es ist natürlich ein Postulat der exakten Forschung, das qualitativ Verschiedene immer mehr auf quantitativ Verschiedenes zurückzuführen und die Verschiedenheit in Zahlen anzugeben. Für den Physiker sind die Farben Strahlen von verschiedener Wellenlänge, und es ist ja physikalisch die Möglichkeit gegeben, die Verschiedenheit in der Farbe unserer Schneckenschalen zu messen und zahlenmäßig auszudrücken. Wir sind noch nicht so weit. Überdies interessieren den Biologen auch noch die chemische Beschaffenheit des Pigmentes, seine Anordnung und Verteilung usf. Die Untersuchung unserer Schneckenausbeute hat ferner ergeben, daß die Farben scharf geschieden und nicht durch Übergangsnuancen verbunden sind, ebensowenig, wie etwa die weißen, roten, gelben und blauen Blütenfarben gewisser Pflanzenvarietäten. Es ist faktisch zurzeit nicht möglich, die Unterschiede in der Farbe in eine Variationsreihe zu bringen und zahlenmäßig zu klassifizieren. Könnten wir das, so würden wir bei graphischer Darstellung im besten Falle eine deutlich mehrgipfelige Variationskurve mit tiefen Einsenkungen zwischen den Gipfeln, meist jedoch gesonderte, unverbundene (diskontinuierliche) eingipfelige Kurven, erhalten, Bilder, wie sie etwa einem fixen, scharfen Polymorphismus genotypisch reiner Bestände entsprechen würden.

Bei Durchmusterung meiner Schneckenausbeute fällt mir auf, daß der schöne Bänderschmuck der Gehäuse sehr variabel ist. Es finden sich Individuen mit nur einem Band, solche mit zwei Bändern, andere mit drei oder vier oder fünf Bändern. (Vergl. auch Fig. 28, S. 89.) Es möchte nun den Anschein haben, daß wir hier von Ganzvarianten sprechen dürften, und daß wir also eine kleine Variationsreihe einrichten könnten mit fünf Gliedern oder Klassen, entsprechend der Zahl der Bänder. In der Tat finden sich in den unendlich zahlreichen Sammelberichten der Conchyliologen viele derartige Zusammenstellungen mit Angaben über die Klassenfrequenzen. Viele von diesen haben aber nicht den geringsten Wert, wie aus dem Folgenden erhellt. Wir können als Ausgangsform die Form mit fünf getrennten Bändern betrachten. Es stellt sich nun heraus, daß jedes der fünf Bänder eine ganz bestimmte Lage an der Schale hat. Jedes Band verdient deshalb auch seine bestimmte Bezeichnung. Wir können die fünf Bänder in der Reihenfolge von der Apikalseite nach der Umbalseite mit *A, B, C, D, E* bezeichnen. Es kann nun ein Band fehlen, dann entsteht der vierbändige Zustand.

Allein das Band, welches fehlt, ist eben ein ganz bestimmtes Band, entweder Band *A* oder Band *B* oder Band *C* oder Band *D* oder Band *E*. Es gibt also fünf verschiedene vierbändige Formen, nämlich *BCDE*, *ACDE*, *ABDE*, *ABCE* und *ABCD*. In der Statistik, soll sie irgendeinen biologischen Wert und Sinn haben, müßten wir nun diese fünf völlig verschiedenen Arten von Vierbändigkeit auseinanderhalten. Der dreibändige Zustand kommt durch Ausfallen von zwei Bändern zustande. Es kommt nun aber ganz darauf an, welche zwei Bänder wegfallen. Ich konstatiere, daß bei den dreibändigen Exemplaren meiner Schneekenausbeute die Bänder *B* und *D* ausgefallen sind und sich die Bänder *A*, *C*, *E* erhalten haben. Dreibändige Exemplare mit einer anderen Bänderkombination kommen hier nicht vor. Dagegen finde ich in meiner Kollektion von Hainschnecken (*Tachea nemoralis*), die ich in der gleichen Hecke gesammelt habe, zwar ebenfalls dreibändige Exemplare, aber die Betrachtung zeigt sofort, daß bei diesen die Bänder *A* und *B* fehlen. Die Formel für diese Dreibändigkeit lautet also *CDE* (Fig. 28 III, S. 89). Man kann in der Tat die durch die Formel *ACE* ausgedrückte Dreibändigkeit als die spezifische *Hortensis*-Dreibändigkeit, die der Formel *CDE* entsprechende als die spezifische *Nemoralis*-Dreibändigkeit bezeichnen. — Zweibändige Formen kommen durch Schwund von drei Bändern, einbändige durch Ausfall von vier Bändern zustande. Zweibändige Formen von der Formel *BE* sind bei *T. nemoralis* nicht selten; es fehlen die Bänder *A*, *B* und *C*. Auch kommen bei beiden Arten, allerdings sehr selten, zweibändige Formen von dem Typus *AE* vor; hier sind die Bänder *B*, *C*, *D* verschwunden. Eine besonders bei *T. nemoralis* häufig zu beobachtende einbändige Varietät entspricht der Formel *C*, es fehlen die vier Bänder *A*, *B*, *D* und *E*. Aber einbändige Varietäten kommen nicht nur durch Ausfall von vier Bändern zustande, sondern durch Verschmelzung der vorhandenen Bänder, die sich so verbreitern, daß sie sich berühren und zusammenfließen, beispielsweise *DE* oder *CDE*. Ja, es kann durch Verschmelzung von allen fünf Bändern *ABCDE* eine Varietät mit nur einem, allerdings extrem breiten Band entstehen, durch teilweise Verschmelzung von fünf Bändern eine zweibändige Form *ABC*, *DE* mit sehr breiten Bändern usw. usw. Theoretisch können so durch Ausfall (es können auch alle fünf Bänder verschwinden) und durch Verschmelzung von Bändern 89 verschiedene Bändervarietäten entstehen, die, was die Zahl der Bänder anbetrifft, zu nur sechs Zahlentypen gehören, dem fünf-, dem vier-, dem drei-, dem zwei-, dem einbändigen und dem unbänderten. Die meisten von diesen Varietäten sind beobachtet worden und von vielen ist von mir festgestellt worden, daß sie reine, erbliche Biotypen darstellen können. Es sind qualitativ verschiedene Rassen, bei denen das Merkmal der Bänderung sich eben nicht zahlenmäßig, in quantitativ verschiedenen Abstufungen, durch eine einzige Variationsreihe darstellen läßt, es sei denn in rein künstlicher Weise, die auf eine ganz sinnlose Spielerei hinauslaufen würde. Wohl aber könnte ich eine Variationsreihe aufstellen, wenn ich etwa eine Population von einbändigen Formen mit dem Band *C* sammeln und als biometrisch zu beurteilendes Merkmal etwa die Breite dieses Bandes variationsstatistisch untersuchen würde.

Ein geläufiges und das am meisten demonstrative Beispiel qualitativer oder alternativer Variation ist bei den getrennt geschlechtlichen Organismen das Geschlecht. Die Tiere sind entweder männlich oder weiblich. Der fundamentale, in der Verschiedenheit der Gonaden beruhende Geschlechtsunterschied läßt sich nicht quantitativ bestimmen.

Die Aufgabe der Statistik bei der alternativen Variation beschränkt sich im allgemeinen darauf, zu bestimmen, wie viele Repräsentanten eines alternativen Merkmals in einer gegebenen Population vorkommen und diese Repräsentation oder Frequenz in Bruchteilen, am besten in Prozenten der Gesamtpopulation anzugeben. Z. B.: die Schweiz hatte 1910¹⁾ eine ortsanwesende Bevölkerung von 3 765 002 Einwohnern, davon sind 1 853 535 oder rund 48,69% männliche und 1 911 467 oder rund 51,31% weiblichen Geschlechts. Die Gesamtpopulation muß man immer und unter allen Umständen angeben, denn von ihrer absoluten Größe hängt, wie wir ja schon wissen, der Grad der Zuverlässigkeit einer variationsstatistischen oder biometrischen Erhebung ab und diese Zuverlässigkeitsbestimmung ist ja gerade bei den variationsstatistischen und besonders den exakten Erblchkeitsuntersuchungen das allerwichtigste.

Es ist immer rationell, die Frequenz einer Variantenklasse in Prozenten oder Brüchen der Gesamtpopulation anzugeben. Leider wird dieses Verfahren von den Statistikern nicht immer befolgt, die z. B. häufig angeben, daß auf 100 Mädchen in einer gegebenen Population so und so viele Knaben kommen. Mit Recht rügt JOHANNSEN diese Art der Berechnung bei Variationsstudien als eine ganz verwerfliche. Jedenfalls sollte immer neben dieser Berechnung auch noch die prozentualische durchgeführt werden.

Die für die Praxis wichtige Frage ist nun die: läßt sich jene Methode der Zuverlässigkeitsbestimmung eines Variabilitätsmaßes, die wir für Reihen- oder Klassenvarianten kennen gelernt haben, auch auf die alternative Variation anwenden? Es handelt sich, wie gleich gesagt werden soll, für unseren Zweck nur um die Bestimmung des mittleren Fehlers m eines Mittelwertes M . Für die Reihenvarianten haben die Biometriker (man vergleiche S. 307 ff.) hierfür die Formel ermittelt $m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$. Dabei ist n die Gesamtzahl aller

Varianten, die Gesamtfrequenz einer zu untersuchenden Population und kann nicht nur, sondern muß auch bei jeder biometrischen Untersuchung irgendeiner alternativen Variabilität festgestellt werden. Das ist die allererste, ganz selbstverständliche Operation. Aber haben die Begriffsbestimmungen und die Berechnungsmethoden des Mittelwertes M und der Standardabweichung σ auch für die alternative Variation Gültigkeit? Diese Frage, die in verschiedener Weise gelöst werden kann, wird von den Biometrikern bejaht.

XLIV. Die Bestimmung des Mittelwertes M .

Die Biometriker raisonnieren ungefähr so. Wenn die Regeln für die Reihenvariation sich im allgemeinen auf die alternative Variation nicht anwenden lassen,

¹⁾ Nach dem vorläufigen Ergebnis der statistischen Bearbeitung.

so läßt sich doch die alternative Variation von einem Gesichtspunkte aus unter die Reihenvariation subsummieren, von dem aus nämlich, daß man das ganze Material, die ganze Population für das rechnerische, biometrische Verfahren in die Minimalzahl von zwei Variantenklassen einordnen kann. Also eine Variationsreihe mit zwei Variantenklassen. Die eine Klasse (Klasse 1) enthält alle Varianten, die das zur biometrischen Untersuchung gewählte alternative Merkmal besitzen, die andere Klasse (Klasse 0) alle die Varianten, die es nicht besitzen.

In dem einen Falle, und nur in diesem, ist die 0-Klasse homogen einheitlich, nämlich dann, wenn in einer Population nur zwei alternative Merkmale in Betracht kommen.

Ein Beispiel: STANDFUSS zog in den Jahren 1884—1893 3005 Falter des Nachtpfauenauges *Saturnia spini* Schiff. Von diesen waren 1546 Exemplare männlichen und 1459 weiblichen Geschlechts. Wir können nun folgende Variationsreihe konstruieren:

Variantenklassen	0	1	Gesamtzahl n
	Nichtmännchen	Männchen	
Klassenfrequenz	1459	1546	3005
in Prozenten von n	48,55 %	51,45 %	100

oder natürlich auch:

Variantenklassen	0	1	Gesamtzahl n
	Nichtweibchen	Weibchen	
Klassenfrequenz	1546	1459	3005
in Prozenten von n	51,45 %	48,55 %	100

Ein zweites Beispiel: In einer Kollektion gelber und roter Hainschnecken, zusammen 161 Exemplare, finden sich 117 rote und 44 gelbe Individuen. (Die Farbe bezieht sich auf die Schale.) Daraus die Variationsreihe:

Variantenklassen	0	1	Gesamtzahl n
	rot (nicht gelb)	gelb	
Klassenfrequenz	117	44	161
in Prozenten von n	72,67 %	27,33 %	100

oder natürlich auch:

Variantenklassen	0	1	Gesamtzahl n
	gelb (nicht rot)	rot	
Klassenfrequenz	44	117	161
in Prozenten von n	27,33 %	72,67 %	100

In dem anderen Falle, wo in der Population mehr als zwei alternative Merkmale repräsentiert sind, ist die 0-Klasse heterogen, bald mehr, bald weniger, je nach der Zahl der qualitativ verschiedenen Merkmale.

Ein Beispiel: Ich konstatiere in einer Population von 245 Exemplaren von *Tachea nemoralis* das Vorkommen von 117 bänderlosen Individuen,

von 64 mit dem einzigen Band *C*, von 28 mit den drei Bändern *C*, *D*, *E* und von 36 Exemplaren mit allen fünf Bändern. Also vier qualitativ verschiedene Variantengruppen. Ich kann nun vier verschiedene Variationsreihen, je zu zwei Variantenklassen (einer 1-Klasse und einer 0-Klasse) einrichten, je nach dem Merkmale, das ich für die Einrichtung der positiven, homogenen 1-Klasse wähle.

Nämlich:

1. Reihe.					
Variantenklassen	Variantenklasse 0			Variantenklasse 1	Gesamtzahl n der Varianten
	\overbrace{ABCDE} (5 Bänder)	\overbrace{CDE} (3 Bänder)	\overbrace{C} (1 Band)	bänderlos	
Klassenfrequenz	36	28	64	117	245
	gebändert 128				
2. Reihe.					
Variantenklassen	Variantenklasse 0			Variantenklasse 1	Gesamtzahl n der Varianten
	ungebändert oder mit abweichender Bänderung			Mit Band C (einbändig)	
	\overbrace{ABCDE} (fünfbändig)	\overbrace{CDE} (dreibändig)	bänderlos		
Klassenfrequenz	36	28	117	64	245
	181				
3. Reihe.					
Variantenklassen	Variantenklasse 0			Variantenklasse 1	Gesamtzahl n aller Varianten
	(nicht dreibändig)			\overbrace{CDE} (dreibändig)	
	\overbrace{ABCDE} (fünfbändig)	\overbrace{C} (einbändig)	bänderlos		
Klassenfrequenz	36	64	117	28	245
	217				
4. Reihe.					
Variantenklassen	Variantenklasse 0			Variantenklasse 1	Gesamtzahl n aller Varianten
	(nicht fünfbändig)			\overbrace{ABCDE} (fünfbändig)	
	\overbrace{CDE} (dreibändig)	\overbrace{C} (einbändig)	bänderlos		
Klassenfrequenz	28	64	117	36	245
	209				

In Prozenten der Gesamtzahl der Varianten ($n = 245$) ausgedrückt, bekommen wir die folgenden abgekürzten Zahlenaufstellungen:

1. Reihe, nicht ungebänderte (Klasse 0) 52,24%, ungebänderte (Klasse 1) 47,76%.
2. Reihe, nicht einbändige (Klasse 0) 73,88%, einbändige, mit Band *C* (Klasse 1) 26,12%.
3. Reihe, nicht dreibändige (Klasse 0) 88,57%, dreibändige, *CDE* (Klasse 1) 11,43%.

4. Reihe, nicht fünfbändige (Klasse 0) 85,31 %, fünfbändige, *ABCDE* (Klasse 1) 14,69 %.

Ich versuche nun den Mittelwert M nach der uns von der Reihenvariation her wohlbekannten Formel $M = A + b$ zu bestimmen. A ist die frei gewählte Ausgangsklasse, b ist die Abweichung des zu berechnenden Mittelwertes von A . Wir finden b , wenn wir die Gesamtsumme aller Abweichungen von A durch die Gesamtsumme n sämtlicher Varianten der Population dividieren.

Die Berechnung ist nun bei unseren Variationsreihen mit nur zwei Klassen höchst einfach. Wir wählen als Ausgangsklasse A für die Berechnung die 0-Klasse. Die Gesamtsumme aller Abweichungen von A ist dann offenbar so groß wie die Zahl der Varianten in der einzigen abweichenden Klasse, der Klasse 1. Und diese Gesamtsumme aller Abweichungen von A (Zahl der Varianten der Klasse 1) muß durch n , die Gesamtzahl aller Varianten der ganzen Population, dividiert werden. Die gefundene Zahl ($= b$) wird nun zu A addiert. Die Summe, die man erhält, ist der Mittelwert M (denn $M = A + b$).

Führen wir die Berechnung an einem unserer Beispiele durch. Wir wählen die *STANDFUSS*sche Statistik für die Zahl der Männchen und Weibchen bei *Saturnia spini*.

Wir hatten die folgende Variationsreihe:

Variantenklassen	Klasse 0 Nichtmännchen (Weibchen)	Klasse 1 Männchen	Gesamtzahl n aller Varianten
Klassenfrequenz	1459	1546	3005

Wenn wir hier also die Klasse 0 als Ausgangsklasse A wählen, so ist die Zahl aller abweichenden Varianten = 1546 (alle Männchen!). Um b zu erhalten, müssen wir diese Zahl durch n (die Gesamtzahl der Varianten der ganzen Population) dividieren, also durch 3005.

$$b = \frac{1546}{3005} = 0,5145$$

$$M = A + b = (\text{da Klasse } A = 0 \text{ ist}) 0 + 0,5145 = 0,5145.$$

Der Wert der Klasse ist 1 männlich. Also bedeutet $M = 0,5145$ männlich, oder anstatt in pro 1 in Prozenten ausgedrückt $M = 51,45\%$ männlich.

Ich hätte natürlich ebensogut aus den weiblichen Varianten die Klasse 1 bilden können, wobei dann die Nichtweibchen (d. h. Männchen) die Klasse 0 gebildet hätten. Mit der Klasse 0 als Ausgangsklasse A hätten wir dann leicht den Mittelwert mit 0,4855 weiblich oder in Prozenten mit 48,55% weiblich bestimmt.

Wir sehen ohne weiteres, daß für alle solche für die alternative Variation eingeführten zweiklassigen Reihen (mit Klasse 0 und Klasse 1) der in Prozenten ausgedrückte Mittelwert gleich ist der in Prozenten von n ausgedrückten Klassenfrequenz, ein Grund mehr, immer gleich die Klassenfrequenz auch in Prozenten der Gesamtpopulation n zu berechnen.

Wenn wir nun den mittleren Fehler m der Mittelwerte feststellen wollen, so müssen wir vorher die Standardabweichung σ kennen, denn die Formel für den mittleren Fehler eines Mittelwertes ist: $m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$.

XLV. Berechnung und Bedeutung der Standardabweichung.

Die Standardabweichung können wir nun leicht mit der uns von der Reihenvariation her bekannten Formel $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum p a^2}{n} - b^2}$ berechnen. n ist die Gesamtzahl aller Varianten der Population. Wir haben sie für jede Population von Anfang an festgestellt.

b ist die Abweichung des Mittelwertes M von A . Der Wert von b ist von uns in jedem Falle bei der Berechnung des Mittelwertes, mit dem er übrigens in unserm Falle identisch ist, ermittelt worden.

a ist die Abweichung einer Variante resp. Variantenklasse von A , in allen hier in Betracht kommenden Fällen (es ist ja nur eine abweichende Klasse, die Klasse 1, vorhanden) = 1.

p ist die Zahl der Varianten innerhalb einer jeden Klasse, wir kennen sie sowohl für die Klasse 1, als für die Klasse 0.

Also besitzen wir alle Elemente, die für die Berechnung von $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum p a^2}{n} - b^2}$ nötig sind. Wir setzen die Werte für unsere Population männlicher und weiblicher *Saturniavarianten* ein

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{1546 \times 1^2}{3005} - 0,5145^2}.$$

Σ , das Summationszeichen, können wir weglassen, denn p kommt nur einmal vor. 1^2 ist ferner = 1.

Wir erhalten den vereinfachten Ausdruck

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{1546}{3005} - 0,5145^2}.$$

$\frac{1546}{3005}$ haben wir schon früher berechnet, es ist dieser Wert wiederum nichts anderes als der Mittelwert $M = 0,5145$.

Also hätten wir:

$$\sigma = \pm \sqrt{0,5145 - 0,5145^2} = \pm \sqrt{0,5145 - 0,2647} = \pm \sqrt{0,2498} = \pm 0,4998 \text{ oder } 49,98\%.$$

Es gibt nun vereinfachte Formeln für die Berechnung der Standardabweichung bei alternativer Variation. Zunächst die folgende: $\sigma = \sqrt{\frac{p_0 \times p_1}{n}}$, wobei p_0 die Zahl der Varianten der 0-Klasse und p_1 die Zahl der Varianten der

1-Klasse angibt. Wir wollen diese Formel, um uns etwas zu üben, nach der Unterweisung JOHANNSENS ableiten.

Es ist klar, daß $p_0 + p_1$, d. h. die Summe der Varianten der beiden allein vorhandenen Klassen 0 und 1 gleich n ist, d. h. = der Summe aller Varianten der ganzen Population. Also:

$$p_0 + p_1 = n.$$

In der uns wohlbekannten Formel $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma p a^2}{n} - b^2}$ können wir nun offenbar b durch den Ausdruck $\frac{+p_1}{n}$ ersetzen, für den Fall, daß wir die 0-Klasse als Ausgangsklasse A für die Berechnung wählen. Denn b (die Abweichung des Mittelwertes M von A) wird berechnet, indem man die Summe aller von A abweichenden Varianten (im vorliegenden Falle p_1) durch die Gesamtzahl der Varianten der ganzen Population n dividiert. Wir erhalten dann also die Formel

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma p a^2}{n} - \left(\frac{p_1}{n}\right)^2} = \pm \sqrt{\frac{\Sigma p a^2}{n} - \frac{p_1^2}{n^2}}.$$

Wir können in dieser Formel offenbar auch den Ausdruck $\Sigma p a^2$ durch p_1 ersetzen, denn für a (Abweichung einer Variantenklasse von A) existiert bloß der Wert 1. Mithin $a^2 = 1^2 = 1$. p bedeutet im vorliegenden Falle die Summe der Varianten der einzig vorhandenen abweichenden 1-Klasse, die wir eben mit p_1 bezeichnet haben. Das Summationszeichen Σ fällt weg, da nichts zu addieren ist, und wir erhalten in der Tat für $\Sigma p a^2$ einfach p_1 .

Wir schreiben mithin anstatt

$$\begin{aligned}\sigma &= \pm \sqrt{\frac{\Sigma p a^2}{n} - \frac{p_1^2}{n^2}} \\ \sigma &= \pm \sqrt{\frac{p_1}{n} - \frac{p_1^2}{n^2}}\end{aligned}$$

oder wenn wir im ersten Glied unter der Wurzel Zähler und Nenner mit n multiplizieren

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{n p_1}{n^2} - \frac{p_1^2}{n^2}} = \pm \sqrt{\frac{n p_1 - p_1^2}{n^2}}.$$

n können wir nun, wie oben gezeigt wurde, ersetzen durch $p_0 + p_1$; mithin dürfen wir schreiben

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{(p_0 + p_1) p_1 - p_1^2}{n^2}} = \pm \sqrt{\frac{p_0 p_1 + p_1^2 - p_1^2}{n^2}} = \pm \sqrt{\frac{p_0 p_1}{n^2}}$$

und da man Quotienten radiziert, indem man den Zähler und den Nenner radi-

ziert $\left(\sqrt{\frac{a}{b}} = \frac{\sqrt{a}}{\sqrt{b}}\right)$, so erhalten wir

$$\begin{aligned}\sigma &= \pm \frac{\sqrt{p_0 p_1}}{\sqrt{n^2}} \\ \text{oder } \sigma &= \pm \frac{\sqrt{p_0 p_1}}{n}.\end{aligned}$$

Das ist nun aber die vereinfachte Formel, die wir oben zitierten. Wir wollen jetzt die Standardabweichung σ für die Population männlicher und weiblicher *Saturnia spini*-Varianten nach dieser Formel ausrechnen, indem wir zunächst die Werte einsetzen:

$$\begin{aligned} p_0 &= 1459 \\ p_1 &= 1546 \\ n &= 3005 \end{aligned}$$

Also:

$$\sigma = \pm \frac{\sqrt{1459 \times 1546}}{3005} = \pm \frac{\sqrt{2255614}}{3005} = \pm \frac{1502}{3005} = \pm 0,4998 \text{ oder } \pm 49,98\%.$$

Das ist derselbe Wert, den wir auch mit Verwendung der Formel $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum pa^2}{n} - b^2}$ erhalten hatten.

Wir erinnern uns nun, daß wir die Klassenfrequenzen immer auch in Prozenten der Gesamtpopulation n berechnet haben. Die Formel $\sigma = \pm \frac{\sqrt{p_0 p_1}}{n}$ läßt sich nun auch leicht für diese Berechnung umgestalten. Wenn wir σ in Prozenten ausdrücken wollen, so haben wir natürlich den Zähler mit 100 zu multiplizieren

$$(1 = \frac{1}{1} \text{ ist } = 100\%, \frac{1}{10} \text{ ist } = \frac{100}{10} = 10\%).$$

Wir erhalten dann

$$\begin{aligned} \sigma &= \frac{100 \sqrt{p_0 p_1}}{n} \% = \frac{\sqrt{10000 \cdot p_0 p_1}}{n} \% = \frac{\sqrt{100 p_0 \times 100 p_1}}{n} \% = \sqrt{\frac{100 p_0 \times 100 p_1}{n^2}} \% \\ &= \sqrt{\frac{100 p_0}{n} \times \frac{100 p_1}{n}} \% \end{aligned}$$

Da wir ja aber immer die Klassenfrequenzen in Prozenten der Gesamtpopulation n ausgedrückt haben $\left(\frac{100}{n}\right)$, so können wir die Formel einfach schreiben

$$\sigma = \sqrt{p_0 \% \times p_1 \%}.$$

Berechnen wir die Standardabweichung für die Population der Männchen und Weibchen von *Saturnia spini* nach dieser Formel. Für p_0 in Prozenten von n ausgedrückt, hatten wir erhalten 48,55%, für p_1 51,45%.

Also

$$\sigma = \pm \sqrt{48,55\% \times 51,45\%} = \pm \sqrt{2498\%} = \pm 49,98\%; \text{ genau wie oben.}$$

Die Bedeutung der Standardabweichung als Maß der Variabilität läßt sich bei der alternativen Variation besonders leicht demonstrieren. Es ist einleuchtend, daß, wenn in einer Population nur eine Alternative vorkommt, wenn sie beispielsweise aus lauter Weibchen (aus 100% Weibchen) besteht und sich kein einziges Männchen findet, oder wenn eine ganze, große Kultur von Blütenpflanzen nur rote Blüten aufweist, daß dann mit Bezug auf das Geschlecht oder mit Bezug auf die Blütenfarbe überhaupt keine Variabilität zu kon-

statieren ist. Die Standardabweichung muß = 0 sein. Wir berechnen sie nach der obigen Formel:

$$\sigma = \sqrt{p_0 \% \times p_1 \%}$$

$$\sigma = \sqrt{0 \% \times 100 \%} \text{ ist in der Tat } = 0 \%$$

Ebenso klar ist, daß die alternative Variation am größten ist, wenn die alternativen Merkmale in einer Population durch genau gleichviel Varianten vertreten sind, jedes von den beiden durch 50%.

Wir hätten dann $\sigma = \sqrt{50 \% \times 50 \%} = 50 \%$.

Die größte Variabilität wird also durch $\sigma = 50 \%$ ausgedrückt.

Oben fanden wir für die geschlechtliche Variabilität einer Population von *Saturnia spini* für die Standardabweichung σ den Wert 49,98%, also nahezu das Maximum der Variabilität.

„Die Standardabweichung σ muß steigen vom Werte 0 bei 100% der einen Alternative, z. B. rote Blütenfarbe (keine Variation!), bis zum Maximalwert von 50% beider Alternativen (gleichviel rote wie nicht rote Blumen), um wieder zu fallen bis zum Wert 0,“ wenn die andere Alternative (nicht rote Blütenfarbe) durch 100% Varianten repräsentiert ist. JOHANNSEN demonstriert dies durch die nachfolgende Tabelle:

Variantenklasse 0 z. B. Nichtweibchen oder nicht rote Blüten	Variantenklasse 1 Weibchen, bzw. rote Blüten	Standardabweichung σ
0	100	$\sqrt{0 \times 100} = 0$
1	99	$\sqrt{1 \times 99} = 9,95$
5	95	$\sqrt{5 \times 95} = 21,79$
10	90	$\sqrt{10 \times 90} = 30,00$
15	85	$\sqrt{15 \times 85} = 35,71$
20	80	$\sqrt{20 \times 80} = 40,00$
25	75	$\sqrt{25 \times 75} = 43,31$
30	70	$\sqrt{30 \times 70} = 45,83$
35	65	$\sqrt{35 \times 65} = 47,70$
40	60	$\sqrt{40 \times 60} = 48,99$
50	50	$\sqrt{50 \times 50} = 50,00$
60	40	$\sqrt{60 \times 40} = 48,99$

usw.

Die Bedeutung der Ermittlung der Standardabweichung bei alternativer Variation liegt nun aber doch wohl nicht hauptsächlich darin, daß wir ein zuverlässiges Maß der Variabilität erhalten. Es genügt wohl zur leichten Beurteilung der Variabilität in den meisten Fällen, die Frequenz jedes alternativen Merkmals in Prozenten der Gesamtpopulation anzugeben. Z. B.: In einer Population von 245 Hainschnecken (*T. nemoralis*) finden sich 47,76% ungeänderte, 26,12%

einbändige (mit Band C), 11,43% dreibändige (mit den Bändern C, D, E) und 14,69% fünfbändige (mit allen fünf Bändern A, B, C, D, E) Individuen.

Die Bedeutung der Ermittlung der Standardabweichung liegt vielmehr darin, daß sie uns ermöglicht, die Zuverlässigkeit einer variationsstatistischen Ermittlung zu bestimmen.

XLVI. Mittlerer Fehler des Mittelwertes und Demonstration der Bedeutung seiner Berechnung an konkreten Beispielen.

Es kommt hier vor allem die Ermittlung des mittleren Fehlers von Mittelwerten in Betracht. Wir können hierfür die nämliche Formel verwenden, die wir schon bei der Reihenvariation (S. 307 ff.) verwendet haben, nämlich

$$m \text{ (mittlerer Fehler des Mittelwertes)} = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}.$$

Für σ können wir einsetzen $\sqrt{p_0\% \times p_1\%}$ und wir erhalten

$$m = \frac{\sqrt{p_0\% \times p_1\%}}{\sqrt{n}} \text{ oder gleich } \sqrt{\frac{p_0\% \times p_1\%}{n}}.$$

n , $p_0\%$ und $p_1\%$ sind uns bekannt. Diese Werte müssen bei jeder variationsstatistischen Untersuchung ermittelt werden. Es läßt sich also der mittlere Fehler des Mittelwertes bei alternativer Variation sehr leicht berechnen.

Wir wollen nun durch einige Anwendungen die im vorstehenden dargelegten Vorschriften für die biometrische Behandlung der alternativen Variation erproben und wählen dazu statistische Materialien über das Verhältnis der Knaben- und Mädchengeburten zueinander. Der Hauptzweck, den wir dabei verfolgen, ist der, dem Ungeübten die Unzuverlässigkeit der aus kleinen Populationen gewonnenen Ergebnisse und die Zuverlässigkeit der aus Riesenpopulationen hergeleiteten Resultate sowie die Bedeutung der Berechnung des mittleren Fehlers als Kriterium der Zuverlässigkeit einer Bestimmung, hier des Mittelwertes, recht eindringlich und überzeugend vor Augen zu führen.

Wir schicken zunächst voraus, daß die Statistik für die gewaltige Zahl von rund 38 Millionen Geburten im Deutschen Reich von 1882—1901 ergeben hat, daß durchschnittlich 51,46%—51,47% der Neugeborenen männlichen Geschlechts sind. Nur wenig abweichende Zahlen haben die ausgedehnten statistischen Erhebungen für andere Länder und sogar für eine Anzahl Tier- und Pflanzenarten ergeben.

In der folgenden ersten Tabelle findet man zunächst eine Statistik der männlichen und weiblichen Geburten (inkl. Totgeburten) der zürcherischen Ortschaft Töss, die 1910 5511 Einwohner zählte¹⁾. Die Wahl dieser Ortschaft war eine rein zufällige. Ich wählte die erste beste mit ungefähr dieser Bevölkerungszahl. Die Tabelle zeigt die Jahreszahl der Geburten überhaupt (= n) für die Jahre 1893 bis 1900, sodann die Zahl der Knabengeburten (p_1) und Mädchengeburten (p_0) in Prozenten

¹⁾ Ich verdanke die Angaben der Güte des kantonalen statistischen Amtes in Zürich.

der Jahreszahl der Geburten beiderlei Geschlechts ausgedrückt. In der zweitletzten Kolonne rechts ist der mittlere Fehler (m) des Mittelwertes (M), berechnet nach der Formel $m = \pm \sqrt{\frac{p_0\% \times p_1\%}{n}}$, angegeben. Wie schon früher gesagt, pflegt man den Betrag des mittleren Fehlers noch mit 3 zu multiplizieren (letzte Kolonne rechts), um ganz sicher zu sein, daß Unterschiede (hier alternative Unterschiede), die außerhalb der dadurch gewonnenen Fehlergrenzen liegen, „sichere“ Differenzen, nicht bloß „zufällige“ sind, oder mit anderen Worten, um sicher zu sein, daß der „wahre“, der „theoretische“ Mittelwert innerhalb derjenigen Grenzen liegt, die man erhält, wenn man von dem für eine tatsächlich untersuchte Population gefundenen „empirischen“ Mittelwert den dreifachen mittleren Fehler subtrahiert oder zu ihm den dreifachen mittleren Fehler addiert. In der dritten Kolonne ist von dem Mittelwert der jährlichen Knabengeburten der dreifache mittlere ($3m$) Fehler abgezogen, in der fünften Kolonne ist er zu demselben hinzugezählt.

Männliche und weibliche Geburten in T ö s s 1893—1900
(mit Einschluß der Totgeburten).

Jahrgang	Varianten- klasse p_0 Weibliche Geburten %	Variantenklasse p_1 Männliche Geburten in %			n Total aller Geburten	m Mittlerer Fehler des Mittelwerts $m =$ $\sqrt{\frac{p_0\% \times p_1\%}{n}}$	$3m$ Dreifacher mittlerer Fehler
		Untere Fehler- grenze (— $3m$)	Beobachtet	Obere Fehler- grenze (+ $3m$)			
1893	46,72	39,72	53,28	66,84	122	4,52	13,56
1894	52,59	33,25	47,41	61,57	112	4,72	14,16
1895	42,64	44,28	57,36	70,44	129	4,36	13,08
1896	43,85	43,10	56,15	69,20	130	4,35	13,05
1897	56,69	31,43	43,31	55,19	157	3,96	11,88
1898	45,24	43,24	54,76	66,28	168	3,84	11,52
1899	47,62	41,49	52,38	63,27	189	3,63	10,89
1900	44,13	44,74	55,87	67,00	179	3,71	11,13
Durchschnitt 1893—1900	47,4	40,3	52,6	64,9	148,3	4,1	12,3

Die Betrachtung dieser Tabelle zeigt eine sehr große Variabilität im Prozentsatz der männlichen (resp. weiblichen) Geburten, so daß man versucht wäre, an einer statistischen Gesetzmäßigkeit zu zweifeln. Die Extreme sind: 57,36% Knabengeburten im Jahre 1895 gegen bloß 43,31% Knabengeburten im Jahre 1897, wo also ein ganz ansehnlicher Überschuß von Mädchengeburten zu konstatieren ist. Die Fehlergrenzen liegen für die Population von Neugeborenen des Jahres 1895 zwischen 44,28% und 70,44% Knaben, d. h. zwischen 55,72% und 29,56% Mädchen. Die Fehlergrenzen für das Jahr 1897 dagegen liegen bei 31,43% und 55,19% Knaben, also bei 68,57% und 44,81% Mädchen. Die Transgressionen der Fehlergrenzen der prozentualischen Frequenzen der beiden Geschlechter sind auch in diesen beiden extremen Jahrgängen so beträchtlich, daß die statistische Bestimmung ganz unzuverlässig erscheint. Die durchschnittliche absolute Jahreszahl der Geburten beträgt 148,3, die der männlichen Geburten 52,6% und die der weiblichen 47,4%. Berechnen wir hierfür die Fehlergrenzen, so liegen sie bei 64,9% bis 40,3% männlichen und 35,1% bis 59,7% weiblichen Geburten. Das heißt, es müßten, allerdings als ganz seltene Ausnahmen, nach dieser Durchschnittsstatistik Fälle vorkommen, wo auf 100 Geburten 64,9% männliche und 35,1% weibliche entfallen und Fälle, wo auf 100 Geburten nur 40,3% männliche, dagegen 59,7% weibliche kommen.

Untersuchen wir nun mit unseren Methoden den Grad der Zuverlässigkeit der statistischen Bestimmung des Geschlechtsverhältnisses für alle 8 Jahrgänge zusammen genommen. Die Zahl sämtlicher Geburten während dieser Periode n beträgt 1186; davon sind, wie wir wissen, 52,6%

männliche und 47,4% weibliche. Der mittlere Fehler beträgt 1,45, der dreifache mittlere Fehler somit rund 4,3, die Fehlergrenzen wären also

bei 56,9% Knaben im Maximum und 48,3% Knaben im Minimum
oder bei 43,1% Mädchen im Minimum und 51,7% Mädchen im Maximum.

Alles das will heißen, daß, wenn ich die Jahresstatistik der Geburten in T ö s s fortsetze und die Annahme mache, daß bei ungefähr gleich bleibender Geburtenzahl die Faktoren, von denen das Verhältnis der männlichen zu den weiblichen Geburten abhängt, die gleichen bleiben, Jahrgänge zu erwarten sind, in denen die Zahl der weiblichen Geburten die der männlichen ganz beträchtlich übersteigt. Die Ansicht, daß die männlichen Geburten sich zu den weiblichen Geburten im allgemeinen ungefähr verhalten wie 52,6 zu 47,4 würde auch durch die Feststellung nicht vollständig sicher widerlegt werden, daß in einem bestimmten Jahre 59,7% weibliche und 40,3% männliche Geburten sich ereignen. Das könnte immer noch ein „r e i n e r Z u f a l l“ sein. Dagegen dürfte ein solches Verhältnis in einer achtjährigen Periode, alle Geburten zusammengezählt, nicht mehr vorkommen. Während einer solchen Periode wäre als ganz extremer Fall, als seltenster Zufall ein Prozentsatz von 51,7 Mädchen geburten zulässig. Die folgende Tabelle setzt die Statistik fort, allerdings für 10 Jahre. Die Zahlen mögen sprechen.

Geburtenstatistik (inkl. Totgeburten) von T ö s s 1901—1910.

Jahrgang	Varianten- klasse p_0 Weibliche Geburten ♀ %	Variantenklasse p_1 Männliche ♂ Geburten %			n Total der Jahres- geburten	m Mittlerer Fehler des Mittelwertes $m =$ $\sqrt{\frac{p_0\% \times p_1\%}{n}}$	$3m$ Dreifacher mittlerer Fehler
		Untere Fehler- grenze	Beobachtet	Obere Fehler- grenze			
1901	48,37	39,51	51,63	63,75	153	4,04	12,12
1902	51,52	36,81	48,48	60,15	165	3,89	11,67
1903	47,62	40,02	52,38	64,74	147	4,12	12,36
1904	48,03	39,82	51,97	64,12	152	4,05	12,15
1905	53,02	35,97	46,98	57,99	149	3,67	11,01
1906	49,35	38,56	50,65	62,74	154	4,03	12,09
1907	51,08	36,20	48,92	61,64	139	4,24	12,72
1908	43,51	44,49	56,49	68,49	154	4,00	12,00
1909	51,26	34,97	48,74	62,51	119	4,59	13,77
1910	45,60	41,02	54,40	67,78	125	4,46	13,38
Durchschnitt							
1901—1910	48,94	38,64	51,06	63,48	145,7	4,14	12,42
Total							
1901—1910	48,94	46,77	51,06	55,35	1457	1,31	3,93

Examinieren wir diese Tabelle, so sehen wir in der Tat, daß auch während der Periode 1901 bis 1910 Jahrgänge vorkommen, wo die Zahl der weiblichen Geburten die der männlichen z. T. ganz beträchtlich übersteigt. Nämlich die Jahrgänge 1902 mit 51,52% σ und 48,48% σ , 1905 mit 53,02% σ und 46,98% σ , 1907 mit 51,58% σ und 48,92% σ sowie Jahrgang 1909 mit 51,26% σ und 48,74% σ . Aber die extremen Fehlergrenzen, die wir auf Grund der Statistik für die Jahrgänge 1893 bis 1900 bestimmten, ein approximatives Maximum von 65% und ein approximatives Minimum von 40% männlicher Geburten im Jahr, wird von keinem einzigen der 10 Jahrgänge auch nur annähernd erreicht. Es hat sich also hier unsere Methode der Fehlerbestimmung bewährt, ja vielleicht als zu ängstlich vorsichtig herausgestellt.

Für die Gesamtheit aller 10 Jahrgänge war nach dem Resultate der Statistik der Periode 1893 bis 1900 zu erwarten, daß sich die prozentualische Zahl der männlichen Geburten innerhalb der Fehler-

grenzen von rund 57% im Maximum und 48% im Minimum halten werde, Mittelwert 52,6%. Tatsächlich hat sich für die 10jährige Periode 1901—1910 bei 1457 Geburten ein durchschnittlicher Prozentsatz von 51,06 männlicher Geburten herausgestellt. Auch hier hat sich also die Methode der Fehlerbestimmung bewährt.

Wenn wir nun die Resultate der statistischen Erhebungen beider Perioden, der 8jährigen (1893 bis 1900) und der 10jährigen (1901—1910) zusammen verwerthen, so wird die Bestimmung des prozentualischen Mittelwertes der Knaben- resp. Mädchengeburten selbstverständlich bedeutend zuverlässiger, da n (die Gesamtzahl aller Geburten während dieser 18jährigen Periode) in der Formel $m = \sqrt{\frac{p_0\% \times p_1\%}{n}}$ rund doppelt so groß geworden ist und infolgedessen der Quotient, dessen Wurzel den mittleren Fehler angibt, bedeutend kleiner wird. In der nachfolgenden Tabelle sind beide Perioden zusammengestellt.

Geburtenstatistik von Töss für die Perioden 1893—1900 und 1901—1910.

Perioden	Varianten- klasse p_0 Weibliche Geburten (♀) %	Variantenklasse p_1 Männliche Geburten (♂) %			n Männliche und weibliche Geburten zusammen Absolute Zahl	m Mittlerer Fehler des Mittelwertes $m = \sqrt{\frac{p_0\% \times p_1\%}{n}}$	$3m$ Dreifacher mittlerer Fehler
		Untere Fehler- grenze	Beobachtet	Obere Fehler- grenze			
1893—1900	47,4	48,3	52,6	56,9	1186	1,45	4,35
1901—1910	48,9	47,2	51,1	55,0	1457	1,31	3,93
1893—1910	48,24	48,85	51,76	54,67	2643	0,97	2,91

Bei Populationen von Neugeborenen von der Größenordnung $n = 1100$ bis 1500 werden also, wie die ermittelten Fehlergrenzen zeigen, von Zeit zu Zeit immer noch solche vorkommen, in denen das weibliche Geschlecht überwiegt. In seltensten Fällen als extremstes Verhalten könnten sogar etwa bloß 47,2% männliche gegen 52,8% weibliche Geburten die Zuverlässigkeit der Bestimmung des Mittelwertes nicht ganz in Frage stellen, eine so große Überzahl von weiblichen Geburten dürfte aber bei einer Neugeborenenpopulation von der Größenordnung 2500—2700 nie mehr vorkommen. Hier ist, wie die Tabelle für die Gesamtpopulation von 2643 Geborenen für die Periode 1893—1910 zeigt, bei dem Mittelwert von 51,76% männlichen Geburten die untere Fehlergrenze für diese 48,85%, die obere 54,67%. Der Fehlerspielraum ist also ganz merklich enger.

Um noch an einem weiteren ausgedehnteren statistischen Material zu erproben, ob nicht bei Populationen von der ungefähren Größenordnung 1300 die oben berechneten Fehlergrenzen von 47,2% Knaben im Minimum und 55% Knaben im Maximum tatsächlich überschritten werden, habe ich in den Publikationen des Kais. statistischen Amtes in Berlin nach einem Staate gesucht, der jährlich ungefähr 1300 Geburten aufweist und fand Schaumburg-Lippe. Die folgende Tabelle enthält eine statistische Zusammenstellung der Jahresgeburten überhaupt, sowie der männlichen und weiblichen Jahresgeburten für die 20jährige Periode 1882—1901. Ich habe angenommen, daß die — unbekannten — Faktoren, welche das Verhältnis der männlichen zu den weiblichen Geburten (inkl. Totgeburten) bestimmen, im Deutschen Reich dieselben seien wie im Kanton Zürich, so daß die beiden Statistiken direkt vergleichbar wären. Auf die Berechnung des mittleren Fehlers für den Mittelwert einer jeden Jahrespopulation habe ich verzichtet.

Nach der Statistik der Geburten in Töss wird bei einer Geburtenzahl von 1100 bis 1500 der Fehlerspielraum für die Knabengeburt begrenzt nach unten durch rund 47%, nach oben durch 55% Knabengeburt. Es müssen also auch noch bei Populationen von dieser Größenordnung gelegentlich solche vorkommen, wo die Zahl der Mädchengeburt die der Knabengeburt übertrifft.

Geburtsstatistik von Schaumburg-Lippe für 1882—1891 und 1892—1901.

Jahrgang	Mädchen ♀ %	Knaben ♂ %	Total = n absolut	Jahrgang	Mädchen ♀ %	Knaben ♂ %	Total = n absolut
1882	47,48	52,52	1228	1892	49,31	50,69	1310
1883	51,02	48,98	1178	1893	45,91	54,09	1344
1884	48,94	51,06	1226	1894	47,50	52,50	1339
1885	48,09	51,91	1308	1895	50,00	50,00	1304
1886	49,36	50,64	1242	1896	49,89	50,11	1327
1887	47,52	52,48	1328	1897	48,02	51,98	1316
1888	50,28	49,72	1257	1898	46,35	53,65	1316
1889	48,02	51,98	1314	1899	48,34	51,66	1264
1890	49,16	50,84	1304	1900	49,44	50,56	1242
1891	46,73	53,27	1299	1901	48,92	51,08	1337
Durchschnitt				Durchschnitt			
1882—1891	48,66	51,34	1268,4	1892—1901	48,37	51,63	1309,9
Total				Total			
1882—1891	48,66	51,34	12684	1892—1901	48,37	51,63	13099

Betrachten wir die vorstehende statistische Tabelle von Schaumburg-Lippe, wo die Durchschnittszahl der Jahresgeburten von 1882—1901 annähernd 1300 beträgt, so konstatieren wir in der Tat, daß dies der Fall ist, aber nur in zwei von zwanzig Jahrespopulationen von Neugeborenen, nämlich 1883 mit 51,02% Mädchen und 48,98% Knaben, sodann 1888 mit 50,28% Mädchen und 49,72% Knaben. Die untere Fehlergrenze von rund 47% Knaben wurde also nie erreicht, ebensowenig die obere von 55% Knaben. Im Jahre 1895 hielten sich Knaben- und Mädchengeburten genau das Gleichgewicht (50%).

Die durchschnittliche Zahl (der durchschnittliche Mittelwert) der Knabengeburten betrug während der ersten Dekade der Statistik 51,34% Knabengeburten, während der zweiten Dekade 51,63% Knabengeburten. Der mittlere Fehler beträgt für die erstere Bestimmung $\pm 1,40$, für die letztere $\pm 1,38$, also der Fehlerspielraum für die erste Dekade $51,34 \pm 3 \times 1,4$, mithin zwischen 47,12% Knabengeburten im Minimum und 55,54% im Maximum, und für die zweite Dekade $51,63 \pm 3 \times 1,38$, also zwischen 47,49% und 55,77% Knabengeburten.

Die von uns angewandte Methode der Bestimmung des Fehlerspielraums hat sich auch hier als zuverlässig erwiesen.

Wir wollen nun das Gesamtergebn sowohl für die erste als für die zweite Dekade der Geburtenstatistik von Schaumburg-Lippe und für die beiden Dekaden zusammen verwerthen und die Fehlergrenzen für die Mittelwertbestimmungen ausrechnen, die sich aus diesen 10mal resp. 20mal vergrößerten Neugeborenenpopulationen ergeben. Das geschieht in der folgenden Tabelle.

Geburtenstatistik von Schaumburg-Lippe für die Dekaden 1882—1891 und 1892—1901.

Perioden	Varianten- klasse p_0 Weibliche Geburten (♀) %	Variantenklasse p_1 Männliche Geburten (♂) %			n Männliche und weibliche Geburten zusammen Absolute Zahl	m Mittlerer Fehler des Mittelwertes $m = \sqrt{\frac{p_0\% \times p_1\%}{n}}$	$3m$ Dreifacher mittlerer Fehler
		Untere Fehler- grenze	Beobachtet	Obere Fehler- grenze			
1882—1891	48,66	50,01	51,34	52,67	12 684	0,444	1,33
1892—1901	48,37	50,32	51,63	52,94	13 099	0,437	1,31
1882—1901	48,515	50,55	51,485	52,42	25 783	0,311	0,933

Ist die Methode der Zuverlässigkeitsbestimmung der statistisch gewonnenen Mittelwerte selbst zuverlässig, so ergibt sich aus dieser Tabelle, daß bei vergleichbaren Populationen Neugeborener von der Größenordnung von rund 13 000 die weiblichen Geburten im Durchschnitt nie mehr zahlreicher als die männlichen sein dürfen, denn bei 12 684 Geburten liegt die untere Fehlergrenze des Mittelwertes der männlichen Geburten bei 50,01%, die obere Fehlergrenze des Mittelwertes der weiblichen Geburten somit bei 49,99%. Eine Grenzüberschreitung findet somit nicht mehr statt. Um an irgendwelchem statistischen Material zu erfahren, ob das zutrifft, habe ich die Geburtenstatistik des Großherzogtums Sachsen-Weimar für die zwei Dekaden 1882—1891 und 1892—1901 verarbeitet und zum Vergleich herbeigezogen. Die durchschnittliche Zahl der Jahresgeburten betrug während dieser Periode rund 11 500, in der ersten Dekade weniger, in der zweiten mehr. Die nachfolgende Tabelle gibt die gewünschte Auskunft.

Statistik der Jahresgeburten in Sachsen-Weimar für 1882—1891 und 1892—1901.

Jahrgang	Mädchen ♀ %	Knaben ♂ %	Total <i>n</i> absolut	Jahrgang	Mädchen ♀ %	Knaben ♂ %	Total <i>n</i> absolut
1882	48,77	51,23	10 812	1892	48,14	51,86	11 501
1883	48,21	51,79	10 609	1893	48,65	51,35	11 710
1884	48,09	51,91	11 203	1894	48,65	51,35	11 260
1885	48,56	51,44	10 891	1895	48,41	51,59	11 097
1886	48,05	51,95	11 299	1896	49,04	50,96	11 555
1887	48,49	51,51	11 181	1897	49,11	50,89	11 589
1888	48,10	51,90	11 386	1898	48,13	51,87	11 575
1889	48,21	51,79	11 377	1899	49,36	50,64	11 981
1890	47,52	52,48	11 065	1900	48,86	51,14	12 322
1891	48,58	51,42	11 638	1901	48,46	51,54	12 473
Durchschnitt				Durchschnitt			
1882—1891	48,25	51,75	11 146	1892—1901	48,68	51,32	11 706
Total				Total			
1882—1891	48,25	51,75	111 461	1892—1901	48,68	51,32	117 063

Die Tabelle zeigt, daß in der Tat in Sachsen-Weimar während der zwanzig Jahre 1882—1901 in keinem einzigen Jahre die Zahl der weiblichen Geburten diejenige der männlichen übertroffen, ja auch nur erreicht hat. Das für die Mädchen geburten besonders günstige Jahr 1899 steht mit 49,36% Mädchen geburten (bei einer Gesamtzahl von 11 981 Geburten im Jahre) noch beträchtlich hinter der obersten aus der Statistik für Schaumburg-Lippe (12 684 Geburten in 10 Jahren) gewonnenen Fehlergrenze von 49,99 zurück. Das für die Knabengeburtungen günstigste Jahr 1890 steht ebenfalls mit 52,48% Knaben hinter der aus der Periode 1882—1891 für Schaumburg-Lippe (Gesamtzahl der Geburten 12 684) berechneten oberen Fehlergrenze von 52,67% Knabengeburtungen zurück.

Geburtenstatistik von Sachsen-Weimar für die Dekaden 1882—1891 und 1892—1901.

Jahresgeburtungen im Durchschnitt.

Perioden	Varianten- klasse p_0 Weibliche Geburten (♀) %	Variantenklasse p_1 Männliche Geburten (♂) %			n Männliche und weibliche Geburten zusammen Absolute Zahl	m Mittlerer Fehler des Mittelwertes $m = \sqrt{\frac{p_0\% \times p_1\%}{n}}$	$3m$ Dreifacher mittlerer Fehler
		Untere Fehler- grenze	Beobachtet	Obere Fehler- grenze			
Durchschnitt							
1882—1891	48,25	50,33	51,75	53,17	11 146	0,473	1,42
1892—1901	48,68	49,93	51,32	52,71	11 706	0,462	1,39
1882—1901	48,47	50,13	51,53	52,93	11 426	0,468	1,40

Berechnen wir die Fehlergrenzen des Mittelwertes der Knabengeburten von Sachsen-Weimar für den Jahresdurchschnitt der ersten und der zweiten Dekade, sowie für beide Dekaden zusammen, so erhalten wir vorstehende Zahlen.

Es geht aus dieser Untersuchung hervor, daß eine Statistik, die über ein Material von über 11 000 Geburten verfügt, für Deutschland mit Sicherheit ergibt, daß der statistische Mittelwert der Knabengeburten größer ist als der der Mädchengeburten, und daß der wahre, der theoretische statistische Mittelwert der Knabengeburten zwischen rund 50% und 53% der Geburten überhaupt liegen muß. Der Fehlerspielraum ist also schon ein relativ enger geworden.

Berechnen wir nun die Fehlergrenzen des Mittelwertes der Knabengeburten von Sachsen-Weimar für die ganze erste Dekade 1882—1891 und für die ganze zweite Dekade 1892—1901, sowie für beide Dekaden zusammengekommen, vergrößern wir als das statistische Material, die untersuchte „Geburtenpopulation“ um das Zehn- und Zwanzigfache, so wird natürlich der Fehlerspielraum noch enger werden. Wir erhalten dann folgende Zahlen.

Statistik der Geburten in Sachsen-Weimar für die Dekaden 1882—1891 und 1892—1901, sowie für den ganzen Zeitraum 1882—1901. Zusammenfassung.

Perioden	Variations- klasse p_0 Weibliche Geburten (φ) %	Variantenklasse p_1 Männliche Geburten (σ) %			n Männliche und weibliche Geburten zusammen Absolute Zahl	m Mittlerer Fehler des Mittelwertes $m = \sqrt{\frac{p_0\% \times p_1\%}{n}}$	$3m$ Dreifacher mittlerer Fehler
		Untere Fehler- grenze	Beobachtet	Obere Fehler- grenze			
1882—1891	48,25	51,30	51,75	52,20	111 461	0,150	0,45
1892—1901	48,68	50,88	51,32	51,76	117 063	0,146	0,44
1882—1901	48,47	51,22	51,53	51,84	228 524	0,105	0,31

Der Fehlerspielraum ist nun, wie man sieht, bei diesen großen Populationen schon ein recht enger geworden, bei Populationen von 110 000—120 000 Neugeborenen beträgt er nicht mehr ganz 1% und bei einer Population von rund 230 000 nur noch rund 0,6%. Es stellt sich heraus, daß der wahre statistische Mittelwert der Knabengeburten ganz sicher zwischen 51,2% und 51,9% liegen muß.

Wir wollen nun noch Riesen Zahlen sprechen lassen, indem wir die Statistik der Geburten im ganzen großen Deutschen Reiche vom Jahre 1882—1891 verwenden. In Deutschland kamen während dieser Periode jährlich durchschnittlich rund 1 900 000 Kinder (inkl. totgeborene) zur Welt. Es ist also klar, daß die Jahresstatistik durchgängig für die Knabengeburten prozentualische Zahlen aufweisen muß, die sich ganz merklich oberhalb der unteren Fehlergrenze von 51,2% und unterhalb der oberen Fehlergrenze von 51,9% halten. Diese variationsstatistische Forderung wird in vollem Maße durch den empirischen Befund erfüllt, wie die folgende Verwertung der Angaben des statistischen Reichsamtes überzeugend zeigt. Das Jahr mit der geringsten Frequenz von Knabengeburten, 1887, weist 51,40% und die Jahre mit der größten Frequenz, 1884 und 1891, 51,51% Knabengeburten auf. Der Durchschnitt ist 51,47%.

Verwenden wir unsere Methode der Zuverlässigkeitsbestimmung für das ganze statistische Riesenmaterial von 18 142 237 Geburten im Deutschen Reiche während der Dekade 1882—1891, so erhalten wir bei 51,47% Knabengeburten im Durchschnitt (Mittelwert der Knabengeburten) eine untere Fehlergrenze bei 51,43% und eine obere bei 51,51% Knabengeburten. Der Fehlerspielraum ist also sehr eng geworden, er beträgt nur noch 0,08%. Es ist nun gewiß für den Laien verblüffend und fast unglaublich, daß man mit größter Sicherheit aus dieser Feststellung die Voraussage ableiten könne, daß bei einer weiteren Geburtenzahl von annähernd der nämlichen Größenordnung, also etwa während der nächsten Dekade, 1892—1901, der faktische durchschnittliche Prozentsatz von Knabengeburten die untere Grenze von 51,43% und die obere von 51,51% nicht überschreiten werde.

Statistik der Geburten im Deutschen Reich in den Jahren 1882 bis 1891.

Jahrgang	Variations- klasse p_0 Weibliche Geburten (♀) %	Variationsklasse p_1 Männliche Geburten (♂) %			n Männliche und weibliche Geburten zusammen Absolute Zahl	m Mittlerer Fehler des Mittelwertes $m =$ $\sqrt{\frac{p_0\% \times p_1\%}{n}}$	$3m$ Dreifacher mittlerer Fehler
		Untere Fehler- grenze	Beobachtet	Obere Fehler- grenze			
1882	48,50	51,39	51,50	51,61	1 769 500	0,0371	0,11
1883	48,53	51,36	51,47	51,58	1 749 873	0,0378	0,11
1884	48,49	51,40	51,51	51,62	1 793 941	0,0373	0,11
1885	48,52	51,37	51,48	51,59	1 798 632	0,0373	0,11
1886	48,54	51,35	51,46	51,57	1 814 498	0,0371	0,11
1887	48,60	51,29	51,40	51,51	1 825 558	0,0370	0,11
1888	48,54	51,35	51,46	51,57	1 828 378	0,0370	0,11
1889	48,58	51,31	51,42	51,53	1 838 437	0,0370	0,11
1890	48,50	51,39	51,50	51,61	1 820 261	0,0370	0,11
1891	48,49	51,40	51,51	51,62	1 903 159	0,0362	0,11
Durchschnitt							
1882—1891	48,53	51,36	51,47	51,58	1 814 224	0,0371	0,11
Total							
1882—1891	48,53	51,43	51,47	51,51	18 142 237	0,0117	0,035 rund 0,04

Wir wollen uns nun an der Hand der Statistik davon überzeugen, ob die Voraussage zutrifft oder nicht.

Geburten im Deutschen Reich während der Dekade 1892—1901 und während der 2 Dekaden 1882—1901.

Perioden	Variations- klasse p_0 Weibliche Geburten (♀) %	Variationsklasse p_1 Männliche Geburten (♂) %			n Männliche und weibliche Geburten zusammen Absolute Zahl	m Mittlerer Fehler des Mittelwertes $m =$ $\sqrt{\frac{p_0\% \times p_1\%}{n}}$	$3m$ Dreifacher mittlerer Fehler
		Untere Fehler- grenze	Beobachtet	Obere Fehler- grenze			
Durchschnitt							
1892—1901	48,54	51,35	51,46	51,57	1 983 573	0,0355	0,11
Total							
1892—1901	48,54	51,43	51,46	51,49	19 835 731	0,0112	0,034
Durchschnitt							
1882—1901	48,535	51,356	51,465	51,574	18 988 984	0,0363	0,109
Total							
1882—1901	48,535	51,441	51,465	51,489	37 977 968	0,0081	0,024

Wir sehen also die Voraussage durchaus bestätigt. Für die Dekade 1892—1901 beträgt der Mittelwert der Knabengeburt 51,46%, hält sich also hübsch entfernt von den berechneten Fehlergrenzen 51,43% und 51,51%. Für die 20jährige Periode 1882—1901 ist der Mittelwert der Knabengeburt 51,465% bei einer Gesamtzahl von annähernd 38 Millionen Geburten. Die berechneten

Fehlergrenzen dieses Mittelwertes sind 51,441% Knabengeburt im Minimum und 51,489% im Maximum. Wenn man also dereinst die durchschnittliche prozentische Zahl der Knabengeburt für die 19 jährige Periode 1902—1920 oder die 20 jährige 1902—1921 berechnen wird, so wird diese Zahl nicht kleiner als 51,44% und nicht größer als 51,49% sein.

Das alles aber ist nur Statistik, und wenn wir diese auch noch tausendfach ausdehnen und sicher feststellen, daß der wahre Mittelwert der Knabengeburt für das Deutsche Reich 51,46% ist, so können wir damit doch noch nicht die allergeringste Auskunft über den biologischen Grund des sicher ermittelten Übergewichtes der Knabengeburt erhalten.

Wir wollen nun unsere Methode der Zuverlässigkeitsbestimmung noch auf Erscheinungen der alternativen Vererbung anwenden und greifen den Fall von Dihybridismus heraus, wo bei Kreuzung von Individuen der heterozygotischen F_1 -Generation in der F_2 -Generation nach der theoretischen Voraussicht 4 Phänotypen (äußerlich verschiedene Formen) im Zahlenverhältnis 9 : 3 : 3 : 1 auftreten sollen. Kreuze ich z. B. 2 schwarze kurzhaarige Hundebastarde, die (nach der älteren, MENDELSCHEN Darstellungsweise) die braune Farbe und Langhaarigkeit rezessiv enthalten, so sind in der F_2 -Generation durchschnittlich auf 16 Individuen 9 schwarze kurzhaarige, 3 schwarze langhaarige, 3 braune kurzhaarige und 1 braunes langhaariges Individuum zu erwarten. Bei einer solchen Kreuzung, die ich tatsächlich vorgenommen habe, bestand die Nachkommenschaft (ein Wurf) aus 8 Jungen, von denen 3 schwarz kurzhaarig, 2 schwarz langhaarig, 2 braun kurzhaarig und 1 braun langhaarig (?) waren. Die theoretische Voraussicht wäre für 8 Junge 4,5 schwarz kurzhaarig, 1,5 schwarz langhaarig, 1,5 braun kurzhaarig und 0,5 braun langhaarig. Die gebrochenen Zahlen genieren uns nicht. Es sind eben Durchschnittszahlen, und wir halten uns nicht dabei auf, daß sie nicht realisiert werden können, da keine halben Hunde geboren werden.

Die Frage ist die, bestätigt oder widerlegt der wirkliche Ausfall des Zuchtversuches die theoretische Voraussicht. Um sie zu beantworten, können wir die Methode anwenden, die Zahlen 4,5, 1,5, 1,5 und 0,5 als Mittelwerte von Variantenklassen bei alternativer Variation zu betrachten und ihre Fehlergrenzen für eine Population n von 8 Varianten zu bestimmen. Wir drücken die Frequenzen 4,5, 1,5 und 0,5 bei im ganzen 8 Varianten in Prozenten aus und reduzieren sie sodann auf 8. Dann erhalten wir folgende tabellarisch zusammengestellten Werte.

Was lehren uns diese Tabellen?

Die erste Tabelle lehrt uns, daß bei einer Population (einem Wurf) von bloß 8 F_2 -Hunden der Fehlerspielraum für die theoretisch in der Zahl 4,5 zu erwartenden schwarz kurzhaarigen Individuen 8,4 beträgt, also größer ist als die Zahl der Individuen überhaupt. Die obere Fehlergrenze ist 8,7, die untere 0,29. Wenn also sämtliche Individuen eines Wurfs von 8 Jungen oder kein einziges schwarz kurzhaarig wären, so wäre damit

I. T a b e l l e.

Variations- klasse p_0 nicht schwarz kurzhaarig	Variationsklasse p_1 schwarz kurzhaarig			n Zahl der Individuen der F_2 -Generat.	m Mittlerer Fehler des Mittelwerts $m =$ $\sqrt{\frac{p_0\% \times p_1\%}{n}}$	$3m$ Dreifacher mittlerer Fehler
	Untere Fehlergrenze	theoretisch	obere Fehlergrenze			
prozentisch	prozentisch	prozentisch	prozentisch	absolut	prozentisch	prozentisch
43,75 auf $n = 8$ reduziert 3,5	3,60 auf $n = 8$ reduziert 0,29	56,25 auf $n = 8$ reduziert 4,5	108,90 auf $n = 8$ reduziert 8,7	8 8	$\pm 17,55$ auf $n = 8$ reduziert $\pm 1,4$	$\pm 52,65$ auf $n = 8$ reduziert $\pm 4,2$

II. T a b e l l e.

Variations- klasse p_0 nicht schwarz langhaarig	Variationsklasse p_1 schwarz langhaarig			n Zahl der Individuen der F_2 - Generation	m Mittlerer Fehler des Mittelwertes $m =$ $\sqrt{\frac{p_0\% \times p_1\%}{n}}$	$3m$ Dreifacher mittlerer Fehler
	untere Fehlergrenze	theoretisch	obere Fehlergrenze			
prozentisch	prozentisch	prozentisch	prozentisch	absolut	prozentisch	prozentisch
81,25 auf $n = 8$ reduziert 6,5	— 22,65 auf $n = 8$ reduziert — 1,8	18,75 auf $n = 8$ reduziert 1,5	60,15 auf $n = 8$ reduziert 4,8	8 8	$\pm 13,8$ auf $n = 8$ reduziert $\pm 1,1$	$\pm 41,4$ auf $n = 8$ reduziert $\pm 3,3$

III. T a b e l l e.

Variations- klasse p_0 nicht braun langhaarig	Variationsklasse p_1 braun langhaarig			n Zahl der Individuen der F_2 - Generation	m Mittlerer Fehler des Mittelwertes	$3m$ Dreifacher mittlerer Fehler
	untere Fehlergrenze	theoretisch	obere Fehlergrenze			
prozentisch	prozentisch	prozentisch	prozentisch	absolut	prozentisch	prozentisch
93,75 auf $n = 8$ reduziert 7,5	— 19,43 auf $n = 8$ reduziert — 1,55	6,25 auf $n = 8$ reduziert 0,5	31,93 auf $n = 8$ reduziert 2,55	8 8	$\pm 8,56$ auf $n = 8$ reduziert $\pm 0,685$	$\pm 25,68$ auf $n = 8$ reduziert $\pm 2,05$

noch nicht ganz sicher erwiesen, daß die theoretische Erwartung von durchschnittlich 4,5 (d. h. von 4 oder 5) schwarz kurzhaarigen Jungen unter im ganzen 8 Jungen irrtümlich ist.

Die zweite Tabelle zeigt, daß die theoretische Voraussicht von durchschnittlich 1,5 (d. h. 1 oder 2) schwarz langhaarigen (oder auch braun kurzhaarigen) F_2 -Jungen bei im ganzen 8 Jungen eines Wurfes immer noch richtig sein könnte, wenn auch kein einziges schwarz langhaariges (oder auch kein einziges braun kurzhaariges) F_2 -Individuum geboren würde oder wenn deren 4 oder 5 geboren würden. Würden 5 geboren, so wäre allerdings die theoretische Voraussicht höchstwahrscheinlich falsch, und würden gar unter 8 F_2 -Hunden 6, 7 oder 8 schwarz langhaarig (resp. braun kurzhaarig) sein, so müßte man annehmen, daß die theoretische Voraussicht ganz sicher falsch sei.

Die dritte Tabelle lehrt, daß, wenn die theoretische Voraussicht für das durchschnittliche Zahlenverhältnis 0,5 braun langhaarige auf im ganzen 8 F_2 -Individuen wirklich zutrifft, dann zwar sehr häufig in Würfen von 8 F_2 -Individuen der braun langhaarige Typus ganz fehlen wird, dagegen nie mehr als 2, allerhöchstens 3 braun langhaarige Junge vorkommen dürfen. Würden 3 oder mehr braun langhaarige zur Welt kommen, wäre die theoretische Voraussicht, resp. ihre Grundlage, sicher falsch.

Unsere Berechnung der Fehlergrenzen zeigt eklatant, daß, wenn auch das theoretische Zahlenverhältnis 9 : 3 : 3 : 1 (resp. 4,5 : 1,5 : 1,5 : 0,5) vollkommen richtig sein mag, man bloß auf einen einzigen Wurf von 8 F_2 -Jungen hin niemals zur sicheren Ermittlung dieses Zahlenverhältnisses gelangen könnte.

Wenn also tatsächlich ein Kreuzungsversuch ergeben hat, daß unter 8 F_2 -Jungen eines Wurfes 3 schwarz kurzhaarig, 2 schwarz langhaarig, 2 braun kurzhaarig und 1 braun langhaarig waren, so gibt uns dieser Befund über das richtige theoretische Zahlenverhältnis keine verlässliche Auskunft. Sind wir aber, gestützt auf andere Erfahrungen zu der Annahme gelangt, das theoretische Zahlenverhältnis sei 4,5 : 1,5 : 1,5 : 0,5, so dürfen wir sagen, daß der tatsächliche Ausfall des Zuchtversuches mit der theoretischen Erwartung recht gut übereinstimmt. Bedeutungsvoll ist selbstverständlich, daß überhaupt, sagen wir durch einen glücklichen Zufall, alle 4 Typen in der Nachkommenschaft der zwei schwarz kurzhaarigen Bastarde aufgetreten sind, und zwar der erste Typus in größter und der letzte in geringster Frequenz.

Der Leser wird jetzt die Frage aufwerfen, wie lange muß ich die Kreuzungszüchtung von schwarzkurzhaarigen F_1 -Bastarden fortsetzen, über eine wie große „Population“ von Individuen der F_2 -Generation muß ich verfügen, damit ich mit völliger Sicherheit behaupten darf, das theoretische Zahlenverhältnis sei in der Tat 9 : 3 : 3 : 1.

Hierüber gibt die nachfolgende Tabelle einige Auskunft, in welcher die Fehlergrenzen des Mittelwertes der verschiedenen Variantenkategorien für sehr verschieden große Populationen (n) von F_2 -Individuen, von einer Zwergpopulation (einem Wurf) von acht bis zu einer Riesenpopulation von einer Million, angegeben sind, alles in Prozenten ausgedrückt.

Es geht aus den Berechnungen der nachstehenden Tabelle hervor, daß das Resultat von Zuchtversuchen, bei welchen die gezüchteten Populationen ganz klein sind: 8, 16, 32, 50, 100 und noch mehr F_2 -Individuen, so sehr vom Zufall

Frequenzen der Variantenklassen in Prozenten. Zahlenverhältnis 9 : 3 : 3 : 1.

n Zahl der Indivi- duen der F ₂ -Gene- ration absolut	1. Variantenklasse p ₁ = schwarz kurz- haarig			m Mittle- rer Feh- ler des Mittel- wertes	2. und 3. Varianten- klasse p ₁ = schwarz lang- haarig oder p ₁ = braun kurzhaarig			m Mittle- rer Feh- ler des Mittel- wertes	4. Variantenklasse p ₁ = braun langhaarig			m Mittle- rer Feh- ler des Mittel- wertes
	Untere Fehler- grenze — 3 m	M Theo- retisch	Obere Fehler- grenze + 3 m		Untere Fehler- grenze — 3 m	M Theo- retisch	Obere Fehler- grenze + 3 m		Untere Fehler- grenze — 3 m	M Theo- retisch	Obere Fehler- grenze + 3 m	
8	3,60	56,25	108,90	17,55	— 22,59	18,75	60,09	13,78	— 19,43	6,25	31,93	8,56
16	19,02	56,25	93,48	12,41	— 10,53	18,75	48,03	9,76	— 11,90	6,25	24,40	6,05
32	29,94	56,25	82,56	8,77	— 1,95	18,75	39,45	6,90	— 6,59	6,25	19,09	4,28
50	35,19	56,25	77,31	7,02	2,19	18,75	35,31	5,52	— 4,01	6,25	16,51	3,42
100	41,37	56,25	71,13	4,96	7,05	18,75	30,45	3,90	— 1,01	6,25	13,51	2,42
200	45,72	56,25	66,78	3,51	10,47	18,75	27,03	2,76	1,12	6,25	11,38	1,71
500	49,59	56,25	62,91	2,22	13,50	18,75	24,00	1,75	3,01	6,25	9,49	1,08
1 000	51,54	56,25	60,96	1,57	15,06	18,75	22,44	1,23	3,94	6,25	8,56	0,77
5 000	54,15	56,25	58,35	0,70	17,10	18,75	20,40	0,55	5,23	6,25	7,27	0,34
10 000	54,75	56,25	57,75	0,50	17,58	18,75	19,42	0,39	5,53	6,25	6,97	0,24
50 000	55,59	56,25	56,91	0,22	18,24	18,75	19,26	0,17	5,92	6,25	6,58	0,11
100 000	55,77	56,25	56,73	0,16	18,39	18,75	19,11	0,12	6,02	6,25	6,48	0,08
1 000 000	56,10	56,25	56,40	0,05	18,63	18,75	18,87	0,04	6,18	6,25	6,32	0,02

abhängig ist, daß es allein unter keinen Umständen erlauben würde, mit einiger Sicherheit auf das Zahlenverhältnis 9 : 3 : 3 : 1 zu schließen. Hätten wir keine anderen Anhaltspunkte für die Annahme dieses Zahlenverhältnisses als die bloße Statistik, so müßten wir gegen eine Million F₂-Individuen züchten, um mit Sicherheit sagen zu können, daß der „wahre“ Mittelwert für die schwarz kurzhaarigen Tiere ca. 56 %, der für die schwarz langhaarigen und braun kurzhaarigen ca. zwischen 18,5 und 19 % und derjenige der braun-langhaarigen etwas über 6 % ist. Wenn aber aus andern Erfahrungen heraus und auf Grund solider theoretischer Erwägungen sich die theoretische Voraussicht jenes Zahlenverhältnisses ergibt und das Resultat der Zuchtversuche nur diese Voraussicht bestätigen oder Lügen strafen soll, so haben natürlich auch kleinere Zahlen ihren großen Wert, wenn man die Fehlergrenzen berücksichtigt.

Die Tabelle muß mit Überlegung verwertet werden. Es ist zunächst zu bemerken, daß wohl die meisten Variationsstatistiker der Meinung sein werden, es sei die Vorsicht auf die Spitze getrieben, den mittleren Fehler $\pm m$ noch mit 3 zu multiplizieren, um die äußersten oberen und unteren Fehlergrenzen zu bestimmen, wobei also der Fehlerspielraum 6mal so groß wie der ziffernmäßige mittlere Fehler angenommen wird. Sie halten vielmehr eine Multiplikation des mittleren Fehlers mit 2 oder 2,5 für genügend sicherstellend.

Sodann dürfen wir nicht vergessen, daß dem wahren Mittelwert doch die größte Wahrscheinlichkeit zukommt, und daß die Wahrscheinlichkeit zu beiden Seiten des Mittelwertes sukzessive abnimmt, bis sie an den Fehlergrenzen fast 0 wird.

Wir können das folgendermaßen ad oculos demonstrieren.

Angenommen ich lege in eine Urne 10 000 Kügelchen, nämlich 5625 schwarze, 1875 rote, 1875 blaue und 625 weiße, also im Zahlenverhältnis 9 : 3 : 3 : 1. Ich mische diese Kügelchen sorgfältig und nehme mir nun die Mühe, 10 000 Ziehungen von je 16 Kügelchen vorzunehmen, wobei ich nach jeder Ziehung die Kügelchen wieder in die Urne zurücklege und deren Inhalt mische. Ich notiere mir bei jeder Ziehung, wie viele unter den 16 Kügelchen schwarz, wie viele rot, wie viele blau und wie viele weiß sind. Das Resultat ist bei jeder einzelnen Ziehung offenbar ein rein zufälliges. Ich schreite nun, nachdem ich alle 10 000 Ziehungen vorgenommen habe, zu einer statistischen Zusammenstellung der Resultate. Ich arbeite beispielsweise zunächst die Statistik für die schwarzen Kügelchen aus, bei der ersten Ziehung erhielt ich 4 schwarze Kügelchen, bei der zweiten 10, bei der dritten 10, bei der vierten 7, bei der fünften 9, bei der sechsten 15, bei der siebenten 9 usw. Ich ordne das Zahlenmaterial, indem ich 16 Variantenklassen¹⁾ einrichte von 1 bis 16 mit 1 als Klassenabstand. Jeder Klasse weise ich die Zahl der Ziehungen (Frequenzen) zu, welche die betreffende Zahl schwarzer Kügelchen ergeben haben. Dann ergibt sich die größte Anzahl Ziehungen für die Klasse 9. Vielleicht 1760 Ziehungen oder noch mehr ergaben 9 schwarze auf 16 Kügelchen. Das ist eben der wahre Mittelwert für die schwarzen, die in der ganzen Population von 10 000 Kügelchen im Verhältnis von 9 schwarzen : 7 nicht schwarzen (den roten, blauen und weißen zusammengenommen) vorkommen. In die Variationsklassen 8 und 10 fallen je etwa 1600 Ziehungen, in die Variationsklassen 7 und 11 bloß noch etwa 1200, in die Klassen 2 und 16 vielleicht noch 6—10 und in die extreme Klasse 1 vielleicht noch eine oder zwei Ziehungen, vielleicht auch gar keine. Unter allen 10 000 Ziehungen findet sich höchstwahrscheinlich keine einzige, bei welcher gar kein schwarzes gezogen worden wäre. Betrachte ich die ganze Variationsreihe, so erkenne ich sofort eine Annäherung an die Binomialreihe, die S. 240, 241 angeführt ist.

Ich habe bei der Würdigung unserer Tabelle (S. 365) auch noch folgendes zu beachten. In jeder Rubrik ist eine der 4 Variantenklassen als p_1 den drei anderen, die zusammen p_0 bilden, gegenübergestellt. p_0 enthält also immer wieder drei Kategorien von alternativen Varianten, die zueinander in einem ganz bestimmten theoretischen Zahlenverhältnis stehen.

Ist beispielsweise p_1 die Klasse der schwarzen Kügelchen, so ist p_0 diejenige der nicht schwarzen, d. h. der roten, blauen und weißen zusammengenommen. p_1 verhält sich zu p_0 wie 9 : 7, d. h. wie 9 : (3 + 3 + 1).

7

Innerhalb der Variantenklasse p_0 stehen die roten, blauen und weißen Varianten zueinander im Zahlenverhältnis von 3 : 3 : 1. Wenn nun bei einer Ziehung von beispielsweise 100 Kügelchen aus einem gemischten Material von Millionen von schwarzen, roten, blauen und weißen Kügelchen, die im Zahlenverhältnis 9 : 3 : 3 : 1 zueinander stehen, ein extremer Zufall es will, daß ich bloß

¹⁾ Das variierende Merkmal, dessen Variabilität ich hier untersuche, ist also die Zahl der schwarzen Kügelchen bei allen einzelnen Ziehungen.

39 schwarze ziehe (was einer Wahrscheinlichkeit von bloß etwa 0,001 entspricht) anstatt der theoretischen Durchschnittszahl von 56, so ist es nun im höchsten Grade unwahrscheinlich, daß sich unter den übrigen gezogenen 61 Kügelchen wieder ein so seltener Zufall ereignet, daß anstatt der theoretisch zu erwartenden Zahl von 42,87% roten Kügelchen (d. h. 26 Stück unter den 61) bloß 21,52% (d. h. 13 Stück unter den 61) gezogen werden. Die Wahrscheinlichkeit dafür, daß aus einem gemischten Millionenmaterial von roten, blauen und weißen Kügelchen, die zueinander im Zahlenverhältnis von 3 : 3 : 1 stehen, bei einer Ziehung von 61 Kügelchen anstatt der theoretisch zu erwartenden 26 roten nur 13 rote gezogen werden, ist an und für sich auch bloß ca. 0,001, d. h. ich kann 1000 gegen eins wetten, daß mehr als 13 rote gezogen werden. Nun sagt ein Satz der Wahrscheinlichkeitslehre: Die Wahrscheinlichkeit für das Zusammentreffen zweier oder mehrerer voneinander unabhängiger Ereignisse ist gleich dem Produkte aus den Wahrscheinlichkeiten der einzelnen Ereignisse. Auf den vorliegenden Fall angewandt, würde das bedeuten: Wenn die Wahrscheinlichkeit, daß ich aus dem obigen Riesenmaterial von schwarzen, roten, blauen und weißen Kügelchen bei einer Ziehung von 100 Kügelchen nur 39 schwarze ziehe, = 0,001 ist und auch die Wahrscheinlichkeit, daß sich unter 61 nicht schwarzen Kügelchen aus einem Riesenmaterial von nicht schwarzen nur 13 rote befinden = 0,001 ist, so ist die Wahrscheinlichkeit, daß bei einer Ziehung von 100 Kügelchen aus dem Riesenmaterial von schwarzen, roten, blauen und weißen (im Zahlenverhältnis von 9 : 3 : 3 : 1) bloß 39 schwarze und bloß 13 rote ziehe, = $0,001 \times 0,001 = 0,000001 = 1$ Millionstel. D. h. ich kann eine Million gegen eins wetten, daß mehr als 52 schwarze und rote zusammen genommen und keinesfalls weniger als 39 schwarze und 13 rote Kügelchen gezogen werden.

Gesetzt den Fall, für den die Wahrscheinlichkeit 0,000001 ist, daß von 100 gezogenen Kügelchen nur 39 schwarz und nur 13 rot wären, so wäre die Wahrscheinlichkeit, daß der Zufall unter den übrigen 48 (blauen und weißen) Kügelchen ein von dem theoretischen Zahlenverhältnis 3 : 1 in ähnlich extremer Weise abweichendes Zahlenverhältnis zutage fördern würde, = $0,000001 \times 0,001 = 0,000000001$!

Wir wollen zum Schluß noch wenigstens für einen Fall einer einfachen, monohybriden MENDELschen Kreuzung mit ALLEN die Wahrscheinlichkeiten angeben. Wir nehmen an, wir hätten es mit einer einfachen Rückkreuzung eines Heterozygoten Aa mit der reinen rezessiven Ausgangsform aa zu tun. Bei $Aa \times aa$ ist die theoretische Erwartung, d. h. die größte Wahrscheinlichkeit, für die Nachkommengeneration 50% Aa und 50% aa , d. h. für jeden der beiden Genotypen 0,5. Nehmen wir nun ferner noch an, wir erhalten bei einer solchen Kreuzung nur 4 Nachkommen, so ist die Wahrscheinlichkeit, daß von dieser 4 Individuen sind

				Wahrscheinlichkeit	
4	Exemplare aa	und keines, also 0	Aa	=	1 : 70
3	„	aa „	1 Exemplar Aa	=	16 : 70
2	„	aa „	2 „	=	36 : 70
1	„	aa „	3 „	=	16 : 70
0	„	aa „	4 „	=	1 : 70

Bei einem Wurf von 8 Jungen wären die Wahrscheinlichkeiten die folgenden:

				Wahrscheinlichkeit	
8 Exemplare <i>aa</i> und kein (0) Exemplar <i>Aa</i> =					1 : 12 870
7 „ „ <i>aa</i> „	1 „	<i>Aa</i> =	64 : 12 870		
6 „ „ <i>aa</i> „	2 „	<i>Aa</i> =	784 : 12 870		
5 „ „ <i>aa</i> „	3 „	<i>Aa</i> =	3136 : 12 870		
4 „ „ <i>aa</i> „	4 „	<i>Aa</i> =	4900 : 12 870		
3 „ „ <i>aa</i> „	5 „	<i>Aa</i> =	3136 : 12 870		
2 „ „ <i>aa</i> „	6 „	<i>Aa</i> =	784 : 12 870		
1 „ „ <i>aa</i> „	7 „	<i>Aa</i> =	64 : 12 870		
0 „ „ <i>aa</i> „	8 „	<i>Aa</i> =	1 : 12 870		

Einige wichtige biologische Fragen, die sich aus dem Nachweise bestimmter Zahlenverhältnisse bei „MENDEL-Kreuzungen“ ergeben und die zu ihrer Lösung ganz einfacher mathematischer Ableitungen bedürfen, sind schon im 1. Hauptteil und zwar in den Artikeln XVIII bis XXIX behandelt worden, auf die wir den Leser nochmals aufmerksam machen wollen.

Zweites Kapitel.

Biometrik der Korrelation¹⁾.

XLVII. Einleitung.

Man bezeichnet als *Korrelation* die Abhängigkeit der Veränderung eines Merkmals (oder eines Organs, Körperteils) von der Veränderung eines oder mehrerer anderer Merkmale (Organe, Körperteile). Wir müssen uns hier mit der Betrachtung des einfachsten Falles der Korrelation zwischen zwei Merkmalen begnügen.

Die Biologie unterscheidet zwei Arten der Korrelation, die *physiologische Korrelation* und die *korrelative Variabilität*. Zu der letzteren gehört auch die Korrelation, die wir (man vgl. Art. XLII des I. Hauptteils, S. 141) als *feste, erbliche Assoziation* bezeichnet haben.

Jeder normale Organismus ist ein zusammengesetztes Ganzes, dessen zusammenhängende und voneinander abhängige Teile ein System bilden, das sich im dynamischen Gleichgewicht befindet. Jede durch irgendwelche Ursachen zu irgendeinem Zeitpunkt des Lebens an irgendeinem Teile des Organismus bewirkte Veränderung zieht bestimmte Veränderungen in den anderen Teilen nach sich. Veränderungen eines Muskels bewirken Veränderungen an den ihn bedienenden Blutgefäßen und Nerven und an den Skelettstücken, an die er sich anheftet. Das ist *physiologische Korrelation*.

¹⁾ Diejenigen, die sich noch näher und vielseitiger über die Korrelationstheorie, ihre mathematische Begründung und ihre Anwendung auf andere Wissensgebiete (Psychologie usw.) orientieren wollen, verweisen wir neuerdings auf die im Literaturverzeichnis erwähnten Schriften von YULE (1912) und BETZ (1911).

Wir beschäftigen uns hier aber vornehmlich mit der korrelativen Variabilität. Die Bezeichnung Variabilität sagt schon, daß man es mit einer Mehrzahl von Vergleichsobjekten, von Varianten zu tun hat, und da wir wissen, daß die Gesetzmäßigkeit in der Variation nur durch biometrische Untersuchung sehr zahlreicher Varianten ermittelt werden kann („Gesetz der großen Zahlen“), so können Gesetzmäßigkeiten (im biometrischen Sinne) in der korrelativen Variabilität auch nur durch Vergleichung der zueinander in Beziehung gesetzten Merkmale, Teile, Erscheinungen bei zahlreichen Varianten ermittelt werden. Eine Schwalbe macht keinen Sommer.

Entsprechend den beiden Hauptformen der Variation, die wir kennen gelernt haben, können wir die Korrelation bei quantitativer oder Reihenvariation und die Korrelation bei qualitativer oder alternativer Variation unterscheiden.

Wir haben es fast ausschließlich mit der ersteren zu tun.

Die Varianten, an denen man die Korrelation zwischen zwei Merkmalen untersuchen will, sind entweder separate Individuen einer niederen systematischen Einheit (Linie, Stamm, Varietät, Rasse, Art) oder es sind gleichartige Körperteile, sogenannte meristische Organe, die am Körper eines und desselben Individuums in größerer Zahl vorkommen, wie beispielsweise die Blätter eines Baumes, die Wirbel einer Schlange, die Schuppen eines Fisches, die Tentakel einer Meduse usw.

Es kann mich beispielsweise interessieren, zu erfahren, ob eine Korrelation existiert zwischen der Zahl der Wirbel einer Schlangenspezies und der Zahl der Bauchschilder, und, wenn ja, welcher Art sie ist. Oder ich möchte mich darüber orientieren, ob und welche Korrelation vorhanden ist zwischen der Zahl der Zähne des linken und des rechten Randes der Blätter einer Baumart.

Im ersteren Falle untersuche ich zahlreiche Schlangenindividuen der betreffenden Sippe, im letzteren eine große Anzahl Blätter, eventuell eines einzigen Baumes einer bestimmten Sippe. Ich untersuche z. B. 1000 Schlangen einer Art auf die Zahl der Wirbel und zugleich auf die Zahl der Bauchschilder. Dann erhalte ich für jedes der beiden Merkmale ein statistisches Material, das ich nach den uns nunmehr genügend bekannten Methoden biometrisch verarbeite. Ich klassifiziere es, stelle die Frequenz einer jeden Klasse fest, bestimme den Mittelwert, die Standardabweichung, die mittleren Fehler usw. in der gewohnten Weise.

Um nun aber die Korrelationsverhältnisse zu ermitteln, muß ich die beiden Variationsreihen miteinander vergleichen und zwar gestützt auf eine Untersuchung, welche bei jedem einzelnen Individuum das Verhältnis der Zahl der Wirbel zu der Zahl der Bauchschilder festgestellt hat.

Wir wollen den fiktiven Fall annehmen, wir besitzen ein Material von 1000 Schlangen einer und derselben Art. Es stellt sich heraus, daß die mittlere Zahl der Wirbel 130 und die mittlere Zahl der Bauchschilder ebenfalls 130 ist. Die genauere korrelationsstatistische Kontrolle der Befunde ergibt, daß 244 von den 1000 Schlangen 130 Wirbel besitzen; alle diese 244 Exemplare be-

sitzen auch 130 Bauchschilder. Offenbar existiert eine enge Beziehung zwischen den beiden Merkmalen. 44 Individuen besitzen bloß 127 Wirbel; alle diese 44 Individuen haben auch 127 Bauchschilder. 10 Exemplare weisen 134 Wirbel auf, alle diese 10 zeigen auch 134 Bauchschilder usw. Die Zahl der Wirbel entspricht bei allen 1000 Schlangen ganz genau der Zahl der Bauchschilder. Die beiden Variationsreihen sind absolut identisch. Die sie repräsentierenden Variationspolygone decken sich vollständig, sind kongruent. Es herrscht, wie man sich ausdrückt, eine absolute, positive Korrelation zwischen der Zahl der Wirbel und der Zahl der Bauchschilder. Das Verhältnis der Frequenz einer jeden Variantenklasse der einen Variationsreihe zu der Frequenz der entsprechenden Variantenklasse der anderen Reihe ist stets 1:1. Der Quotient + 1 drückt das größtmögliche Maß der positiven Korrelation aus.

Von den beiden Eigenschaften, deren Korrelationsverhältnis man untersuchen will, bezeichnet man die eine als gegebene, supponierte oder X-Eigenschaft (englisch: „the subject“). Die zu ihr in Beziehung gesetzte zweite Eigenschaft heißt dann die abhängige, relative oder Y-Eigenschaft („the relative“). Es ist ganz gleichgültig, welche Eigenschaft man als supponierte wählt. Weshalb man die eine Eigenschaft als X-Eigenschaft, die andere als Y-Eigenschaft bezeichnet, wird sofort klar werden, sobald wir uns mit den Darstellungsmethoden der Korrelation vertraut machen. Doch sei jetzt schon daran erinnert, daß man in der Mathematik die Abszissenachse mit X—X und die Ordinatenachse mit Y—Y bezeichnet.

XLVIII. Die Korrelationstabelle.

Will man das Maß und die Richtung der Korrelation zwischen zwei Eigenschaften biometrisch genauer untersuchen und zugleich übersichtlich darstellen, so richtet man eine sogenannte Korrelationstabelle ein. Man verwendet dazu am besten kariertes Papier. Zur Darstellung des Verfahrens wollen wir zunächst den supponierten Fall der Korrelation zwischen Wirbelzahl und Zahl der Bauchschilder bei einer Schlangenart benutzen.

Die Gesamtzahl n der untersuchten Schlangen (der Varianten) beträgt 1000. Wir wählen als supponierte oder X-Eigenschaft die Wirbelzahl und als relative oder Y-Eigenschaft die Zahl der Bauchschilder und untersuchen die Population auf diese Eigenschaften, indem wir für jedes einzelne Individuum — das ist die unerläßliche Vorbedingung für jede biometrische Untersuchung von Korrelationsverhältnissen — die Zahl der Wirbel und zugleich die Zahl der Bauchschilder notieren. Wir klassifizieren nun die Varianten, indem wir Einerklassen einrichten. So erhalten wir zwei Variationsreihen, eine für die supponierte Eigenschaft X (die Wirbelzahl) und eine für die relative Eigenschaft Y (die Schilderzahl). In unserem fiktiven Falle decken sich beide vollkommen. Die Untersuchung, so nehmen wir an, ergibt folgende Reihe.

Variationsklassen (Zahl der Wirbel, Zahl der Bauchschilder)	125	126	127	128	129	130	131	132	133	134	135	<i>n</i>
<i>a</i> -Abweichungen von <i>M</i> . . .	-5 <i>a</i>	-4 <i>a</i>	-3 <i>a</i>	-2 <i>a</i>	-1 <i>a</i>	0 <i>a</i>	+1 <i>a</i>	+2 <i>a</i>	+3 <i>a</i>	+4 <i>a</i>	+5 <i>a</i>	
Klassenfrequenzen <i>p</i> sowohl für <i>X</i> wie für <i>Y</i>	1	10	44	117	206	244	206	117	44	10	1	1000

Diese Reihe ist eine vollkommen symmetrische. Sie nähert sich stark der aus dem Binom $(1 + 1)^{10}$ entwickelten Reihe. Der Mittelwert *M* liegt in der Klasse 130, natürlich sowohl für die *X*-Eigenschaft (Wirbelzahl) wie für die *Y*-Eigenschaft (Schilderzahl). Die Zugehörigkeit irgendeines Wertes zu der einen oder anderen Eigenschaft wird durch die Indizes *x* und *y* ausgedrückt. *M_x* ist also der Mittelwert für die *X*-Eigenschaft, *M_y* der Mittelwert für die *Y*-Eigenschaft.

Wir haben stets die Abweichungen der Varianten resp. Variantenklassen vom Mittelwert *M* mit *a* bezeichnet. Bei der vorliegenden symmetrischen Variationsreihe ist die Abweichung der Mittelklasse 130 von *M* natürlich gleich 0. *a_x* der Mittelklasse (130 Wirbel) ist = 0 und *a_y* der Mittelklasse (130 Schilder) ist = 0. Die Minus- und Plus-Abweichungen der übrigen Klassen vom Mittelwert sind in der zweiten Zeile unserer Aufstellung angegeben. Die Klassenfrequenzen bezeichnen wir, wie immer, mit *p*. *p_x* sind die Klassenfrequenzen für die *X*-Eigenschaft, *p_y* diejenigen für die *Y*-Eigenschaft.

Soll ich nun die Korrelation zwischen zwei Eigenschaften tabellarisch zur Darstellung bringen, wobei immer das Maß der einen (relativen) Eigenschaft zu dem Maß der anderen (supponierten) an einem und demselben Individuum in Beziehung gesetzt werden muß, so kann das nur in der Weise geschehen, daß ich doppelt rubriziere.

In einer horizontalen Linie (Zeile), unten in der aufzustellenden Tabelle (siehe S. 372), trage ich nun die Klassenfrequenzen der Variationsreihe für die supponierte oder *X*-Eigenschaft (Wirbelzahl) ein und in einer vertikalen Spalte (Kolonne) ganz rechts die Klassenfrequenzen der Variationsreihe für die relative oder *Y*-Eigenschaft (Zahl der Bauchschilder). Der *X*-Reihe gegenüber, ganz oben, notiere ich in einer Zeile die *a_x*-Abweichungen von *M_x* und der *Y*-Reihe gegenüber, ganz links, trage ich in einer Kolonne die *a_y* Abweichungen der Variantenklassen von *M_y* ein.

Für jede Variantenklasse der *Y*-Reihe errichte ich eine horizontale Zeile von links nach rechts und für jede Variantenklasse der *X*-Reihe eine vertikale Spalte und zwar so, daß die Abstände der Spalten und Zeilen gleich groß sind, wie ja tatsächlich auch die Klassenabstände bei beiden Reihen in unserem supponierten Falle gleich groß sind. So wird das Tabellenareal in quadratische Felderchen eingeteilt.

Ich schreite nun zur Eintragung der korrelationsstatistischen Befunde. Ich finde unter den 1000 Schlangen eine einzige mit 125 Wirbeln. Sie hat auch 125 Bauchschilder. Diese Zahl wird in der obersten Zeile oder Reihe (der 125-Reihe) und in der ersten Spalte links (der 125-Spalte) eingetragen, also im ersten Feldchen links oben. Die Engländer nennen eine jede Variantenklasse „type“ und die

dazugehörige Zeile oder Spalte „array“; die oberste horizontale Reihe oder Zeile wäre also das „X-array“ zu „type 125 y“; die 6. horizontale Reihe von oben wäre das „X-array“ zu „type 130 y“; die 3. vertikale Spalte von links wäre „Y-array“ zu „type 127 x“ usw.

Korrelationstabelle der Variation in der Zahl der Wirbel und der Bauchschilder einer Schlangenart. Absolute positive Korrelation.

		Mx												
α	-5	-4	-3	-2	-1	0	+1	+2	+3	+4	+5			
-5	1 (+25)											1	125	
-4		10 (+16)										10	126	
-3			44 (+9)									44	127	
-2				117 (+4)								117	128	
-1					206 (+1)							206	129	
My	0					244 (0)						244	130	
+1							206 (+1)					206	131	
+2								117 (+4)				117	132	
+3									44 (+9)			44	133	
+4										10 (+16)		10	134	
+5											1 (+25)	1	135	
p	1	10	44	117	206	244	206	117	44	10	1	1000 = n		
X-Reihe. Supponierte Eigenschaft. Wirbelzahl.														
Klassen Wirbelzahl	125	126	127	128	129	130	131	132	133	134	135			
Y-Reihe. Relative Eigenschaft. Zahl der Bauchschilder.														
Variantenklassen Schilderzahl														

Ich finde unter den 1000 Varianten 10 mit der Wirbelzahl 126. Jede dieser Varianten hat auch 126 Bauchschilder. Die Zahl 10 wird in der Y-Spalte 126 (-4 a) und in der X-Reihe 126 (-4 a) eingetragen, also im 2. Feldchen der Diagonale von links oben nach rechts unten. 44 Schlangen haben 127 Wirbel. Jedes dieser Exemplare hat auch 127 Bauchschilder. Die Zahl 44 muß offenbar im 3. Feldchen von links oben nach rechts unten eingetragen werden.

Wenn wir so fortfahren, — die absolute Übereinstimmung in der Zahl der Wirbel und Bauchschilder bei allen 1000 Varianten vorausgesetzt —, so erhalten wir eine einfache, gerade, in der Diagonale der Korrelationstabelle von links oben nach rechts unten in einem Winkel von 45° absteigende Zahlenreihe, welche mit der Reihe der Frequenzfiguren der Variationsreihen X und Y übereinstimmt.

Bei der vorgeschlagenen Einrichtung der Korrelationstabelle stellt eine einfache, einreihige, von links oben nach rechts unten verlaufende Zahlendiagonale das tabellarische Bild einer absoluten positiven Korrelation zwischen zwei variierenden Eigenschaften dar.

XLIX. Der Korrelationskoeffizient r und seine Berechnung. Der mittlere Fehler m_r des Korrelationskoeffizienten. Absolute positive, absolute negative und vollkommen fehlende Korrelation.

Schon jetzt, bevor wir in der Besprechung verschiedener Formen und Fälle von Korrelation fortfahren, wollen wir vom Korrelationskoeffizienten und dessen Berechnung sprechen. Der Korrelationskoeffizient r ist eine Zahl zwischen $+1$ und -1 , deren Größe das Maß und deren Vorzeichen die Richtung der Korrelation angibt. Die Biometriker (PEARSON, YULE u. a.) verwenden zur Berechnung des Korrelationskoeffizienten die sogenannte BRAVAISSche Formel, welche lautet:

$$r = \frac{\sum (\phi \times a_x \times a_y)}{n \times \sigma_x \times \sigma_y} \quad \text{oder einfacher geschrieben} = \frac{\sum \phi a_x a_y}{n \sigma_x \sigma_y}.$$

Alle in dieser Formel vorkommenden Zeichen sind uns schon wohl bekannt:

Σ ist das Additionszeichen,

ϕ bedeutet die Klassenfrequenz,

a_x bedeutet die Abweichung einer Variante oder einer Variantenklasse der Variationsreihe der supponierten oder X-Eigenschaft von ihrem Mittelwert,

a_y bedeutet dasselbe für die relative oder Y-Eigenschaft,

n ist die Gesamtzahl aller Varianten,

σ_x bedeutet die Standardabweichung (Streuung) der X-Eigenschaft und σ_y die der Y-Eigenschaft.

Bei der Betrachtung dieser Formel merken wir sofort, daß sie dann leicht zu berechnen ist, wenn wir es mit Variationsreihen zu tun haben, bei denen der Mittelwert genau mit einem Klassenwert, beziehungsweise mit der Mitte eines Klassen spielraums zusammentrifft. Das ist aber bei empirischen Variationsreihen fast nie der Fall. Wenn aber der Mittelwert nicht mit einem Klassenwerte (resp. einer Klassenmitte) zusammenfällt, so erhält man für a Brüche, welche die Ausrechnung zeitraubend und umständlich machen. Man verwendet deshalb anstatt der theoretischen BRAVAISSchen Formel eine Berechnungsformel, in welcher a durch a , die Abweichung einer Varianten- von einer freigewählten, dem Mittelwert wahrscheinlich nächstliegenden Ausgangsklasse A ersetzt ist, ganz so, wie wir es bei der Berechnung der Standardabweichung (S. 278) taten.

Die Berechnungsformel für den Korrelationskoeffizienten lautet:

$$r = \frac{\sum (p \times a_x \times a_y) - n \times b_y \times b_x}{n \times \sigma_x \times \sigma_y}, \text{ was man gewöhnlich so schreibt:}$$

$$r = \frac{\sum p a_x a_y - n b_y b_x}{n \sigma_x \sigma_y}.$$

Ich füge hier gleich auch die Formel zur Berechnung des mittleren Fehlers m_r des Korrelationskoeffizienten bei. Sie lautet:

$$m_r = \frac{1 - r^2}{\sqrt{n}}.$$

Diese Formeln akzeptieren wir ohne weiteres von den Biometrikern und verzichten darauf, zu zeigen, wie sie begründet, wie sie abgeleitet werden.

Wir wollen uns nun auf die Ausführung der Berechnung des Korrelationskoeffizienten r einüben. Unsere erste Aufgabe möge die sein, r für das fiktive Beispiel der Korrelation zwischen Wirbelzahl und Zahl der Bauchschilder einer Schlangenart zu berechnen. Offenbar müssen wir hier für r den Wert $+1$ erhalten, denn jeder Veränderung, jeder Abweichung der supponierten Eigenschaft vom Mittelwert nach der Plus- oder Minusrichtung entspricht ganz genau dieselbe Abweichung der relativen Eigenschaft in der nämlichen Richtung. Jedes a_x steht zu seinem entsprechenden a_y im Verhältnis $1:1$, das wir in Form eines Bruches $\frac{1}{1}$ ausdrücken können. Der Quotient ist immer $+1$, wie folgende Zusammenstellung zeigt:

$$\frac{-5 a_x}{-5 a_y} = +1; \frac{-4 a_x}{-4 a_y} = +1; \frac{-3 a_x}{-3 a_y} = +1; \frac{-2 a_x}{-2 a_y} = +1; \frac{-1 a_x}{-1 a_y} = +1;$$

$$\frac{0 a_x}{0 a_y} = +1; \frac{+1 a_x}{+1 a_y} = +1 \text{ usw.}$$

Der Durchschnittsquotient aller dieser Brüche, aller dieser Relationen ist der Korrelationsindex, er ist $= +1$.

Wir wollen ihn nach der BRAVAISSchen Formel und zwar nach der theoretischen $\left(r = \frac{\sum p a_x a_y}{n \sigma_x \sigma_y} \right)$ berechnen, denn beide (identischen) Variationsreihen sind in unserm supponierten Falle absolut symmetrisch, und der Mittelwert fällt mit der Mittelklasse (130 Wirbel, 130 Bauchschilder) zusammen. Der Klassenabstand beträgt 1 und die a haben die Zahlenwerte $\pm 1, \pm 2, \pm 3, \pm 4, \pm 5$, mit denen sich leicht rechnen läßt.

Wir berechnen zunächst den Zähler der Formel: $\sum p a_x a_y$. Was bedeutet dieser Ausdruck? Er will sagen, daß jede Abweichung vom Mittelwert des supponierten Merkmals (a_x) mit der am nämlichen Individuum festgestellten Abweichung vom Mittelwert des relativen Merkmals (a_y) multipliziert werden muß; jedes so gewonnene Produkt ($a_x a_y$) ist selbst wieder mit der Frequenz p der betreffenden Kombination (des Produktes) der supponierten und relativen Eigenschaft zu multiplizieren. Alle die so aus den drei zusammengehörigen Faktoren $a_x a_y$ und p gewonnenen Produkte müssen nun, wie das Summationszeichen \sum vorschreibt, addiert werden. So erhalten wir den Wert des Zählers $\sum p a_x a_y$.

Wir wollen nun das einfache Verfahren beschreiben, nach welchem die Biometriker die Rechnung ausführen. Sie benutzen zu diesem Zwecke die Korre-

lationstabelle, die so aufgestellt wird, wie wir oben angegeben haben. Wir können an dieser Korrelationstabelle den Rahmen unterscheiden, welcher die nötigen Erläuterungen enthält: die Angaben über Variantenklassen der beiden Eigenschaften, ihrer Frequenzen und Abweichungen vom Mittelwert. In der nachfolgenden Tabelle haben wir nur die Angaben über die Abweichungen vom Mittelwert (a_x und a_y) im Rahmen eingetragen. Das zentrale vom Rahmen umschlossene Feld ist, wie in der entsprechenden Tabelle 372, durch Kolonnen und Zeilen in quadratische Felderchen eingeteilt. Wir heben die (vertikale) Kolonne, die dem Mittelwert (M_x) der supponierten Eigenschaft entspricht, und die (horizontale) sie kreuzende Zeile, die zu dem Mittelwert (M_y) der relativen Eigenschaft gehört, besonders

Tabelle zur Erleichterung der Berechnung des Ausdruckes $\Sigma p a_x a_y$.

Oberer Plusquadrant						M_x	Oberer Minusquadrant							
a	-5	-4	-3	-2	-1	0	+1	+2	+3	+4	+5	a		
-5	$\begin{smallmatrix} 1 \\ -5 \times -5 \\ = \\ +25 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 4 \\ -4 \times -5 \\ = \\ +20 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 3 \\ -3 \times -5 \\ = \\ +15 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 2 \\ -2 \times -5 \\ = \\ +10 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 1 \\ -1 \times -5 \\ = \\ +5 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 0 \\ 0 \times -5 \\ = \\ 0 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 1 \\ +1 \times -5 \\ = \\ -5 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 2 \\ +2 \times -5 \\ = \\ -10 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 3 \\ +3 \times -5 \\ = \\ -15 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 4 \\ +4 \times -5 \\ = \\ -20 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 5 \\ +5 \times -5 \\ = \\ -25 \end{smallmatrix}$	-5		
-4	$\begin{smallmatrix} 10 \\ -5 \times -4 \\ = \\ +20 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 16 \\ -4 \times -4 \\ = \\ +16 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 12 \\ -3 \times -4 \\ = \\ +12 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 8 \\ -2 \times -4 \\ = \\ +8 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 4 \\ -1 \times -4 \\ = \\ +4 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 0 \\ 0 \times -4 \\ = \\ 0 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 1 \\ +1 \times -4 \\ = \\ -4 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 2 \\ +2 \times -4 \\ = \\ -8 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 3 \\ +3 \times -4 \\ = \\ -12 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 4 \\ +4 \times -4 \\ = \\ -16 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 5 \\ +5 \times -4 \\ = \\ -20 \end{smallmatrix}$	-4		
-3	$\begin{smallmatrix} 15 \\ -5 \times -3 \\ = \\ +15 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 12 \\ -4 \times -3 \\ = \\ +12 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 9 \\ -3 \times -3 \\ = \\ +9 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 6 \\ -2 \times -3 \\ = \\ +6 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 3 \\ -1 \times -3 \\ = \\ +3 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 0 \\ 0 \times -3 \\ = \\ 0 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 1 \\ +1 \times -3 \\ = \\ -3 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 2 \\ +2 \times -3 \\ = \\ -6 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 3 \\ +3 \times -3 \\ = \\ -9 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 4 \\ +4 \times -3 \\ = \\ -12 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 5 \\ +5 \times -3 \\ = \\ -15 \end{smallmatrix}$	-3		
-2	$\begin{smallmatrix} 10 \\ -5 \times -2 \\ = \\ +10 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 8 \\ -4 \times -2 \\ = \\ +8 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 6 \\ -3 \times -2 \\ = \\ +6 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 4 \\ -2 \times -2 \\ = \\ +4 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 2 \\ -1 \times -2 \\ = \\ +2 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 0 \\ 0 \times -2 \\ = \\ 0 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 1 \\ +1 \times -2 \\ = \\ -2 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 2 \\ +2 \times -2 \\ = \\ -4 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 3 \\ +3 \times -2 \\ = \\ -6 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 4 \\ +4 \times -2 \\ = \\ -8 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 5 \\ +5 \times -2 \\ = \\ -10 \end{smallmatrix}$	-2		
-1	$\begin{smallmatrix} 5 \\ -5 \times -1 \\ = \\ +5 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 4 \\ -4 \times -1 \\ = \\ +4 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 3 \\ -3 \times -1 \\ = \\ +3 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 2 \\ -2 \times -1 \\ = \\ +2 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 1 \\ -1 \times -1 \\ = \\ +1 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 0 \\ 0 \times -1 \\ = \\ 0 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 1 \\ +1 \times -1 \\ = \\ -1 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 2 \\ +2 \times -1 \\ = \\ -2 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 3 \\ +3 \times -1 \\ = \\ -3 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 4 \\ +4 \times -1 \\ = \\ -4 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 5 \\ +5 \times -1 \\ = \\ -5 \end{smallmatrix}$	-1		
M_y	0	$\begin{smallmatrix} -5 \times 0 \\ = \\ 0 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} -4 \times 0 \\ = \\ 0 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} -3 \times 0 \\ = \\ 0 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} -2 \times 0 \\ = \\ 0 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} -1 \times 0 \\ = \\ 0 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 244 \\ 0 \times 0 \\ = \\ 0 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 1 \times 0 \\ = \\ 0 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 2 \times 0 \\ = \\ 0 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 3 \times 0 \\ = \\ 0 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 4 \times 0 \\ = \\ 0 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 5 \times 0 \\ = \\ 0 \end{smallmatrix}$	0	M_y
+1	$\begin{smallmatrix} 5 \\ -5 \times +1 \\ = \\ -5 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 4 \\ -4 \times +1 \\ = \\ -4 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 3 \\ -3 \times +1 \\ = \\ -3 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 2 \\ -2 \times +1 \\ = \\ -2 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 1 \\ -1 \times +1 \\ = \\ -1 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 0 \\ 0 \times +1 \\ = \\ 0 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 206 \\ +1 \times +1 \\ = \\ +1 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 2 \\ +2 \times +1 \\ = \\ +2 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 3 \\ +3 \times +1 \\ = \\ +3 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 4 \\ +4 \times +1 \\ = \\ +4 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 5 \\ +5 \times +1 \\ = \\ +5 \end{smallmatrix}$	+1		
+2	$\begin{smallmatrix} 10 \\ -5 \times +2 \\ = \\ -10 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 8 \\ -4 \times +2 \\ = \\ -8 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 6 \\ -3 \times +2 \\ = \\ -6 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 4 \\ -2 \times +2 \\ = \\ -4 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 2 \\ -1 \times +2 \\ = \\ -2 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 0 \\ 0 \times +2 \\ = \\ 0 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 117 \\ +1 \times +2 \\ = \\ +2 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 2 \\ +2 \times +2 \\ = \\ +4 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 3 \\ +3 \times +2 \\ = \\ +6 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 4 \\ +4 \times +2 \\ = \\ +8 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 5 \\ +5 \times +2 \\ = \\ +10 \end{smallmatrix}$	+2		
+3	$\begin{smallmatrix} 15 \\ -5 \times +3 \\ = \\ -15 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 12 \\ -4 \times +3 \\ = \\ -12 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 9 \\ -3 \times +3 \\ = \\ -9 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 6 \\ -2 \times +3 \\ = \\ -6 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 3 \\ -1 \times +3 \\ = \\ -3 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 0 \\ 0 \times +3 \\ = \\ 0 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 44 \\ +1 \times +3 \\ = \\ +3 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 6 \\ +2 \times +3 \\ = \\ +6 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 9 \\ +3 \times +3 \\ = \\ +9 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 12 \\ +4 \times +3 \\ = \\ +12 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 15 \\ +5 \times +3 \\ = \\ +15 \end{smallmatrix}$	+3		
+4	$\begin{smallmatrix} 20 \\ -5 \times +4 \\ = \\ -20 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 16 \\ -4 \times +4 \\ = \\ -16 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 12 \\ -3 \times +4 \\ = \\ -12 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 8 \\ -2 \times +4 \\ = \\ -8 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 4 \\ -1 \times +4 \\ = \\ -4 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 0 \\ 0 \times +4 \\ = \\ 0 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 10 \\ +1 \times +4 \\ = \\ +4 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 8 \\ +2 \times +4 \\ = \\ +8 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 12 \\ +3 \times +4 \\ = \\ +12 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 16 \\ +4 \times +4 \\ = \\ +16 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 20 \\ +5 \times +4 \\ = \\ +20 \end{smallmatrix}$	+4		
+5	$\begin{smallmatrix} 25 \\ -5 \times +5 \\ = \\ -25 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 20 \\ -4 \times +5 \\ = \\ -20 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 15 \\ -3 \times +5 \\ = \\ -15 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 10 \\ -2 \times +5 \\ = \\ -10 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 5 \\ -1 \times +5 \\ = \\ -5 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 0 \\ 0 \times +5 \\ = \\ 0 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 1 \\ +1 \times +5 \\ = \\ +5 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 10 \\ +2 \times +5 \\ = \\ +10 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 15 \\ +3 \times +5 \\ = \\ +15 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 20 \\ +4 \times +5 \\ = \\ +20 \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} 25 \\ +5 \times +5 \\ = \\ +25 \end{smallmatrix}$	+5		
a	-5	-4	-3	-2	-1	0	+1	+2	+3	+4	+5	a		
Unterer Minusquadrant						M_x	Unterer Plusquadrant							

hervor, so daß die Figur auffällig wird, die wir als das 0-Kreuz bezeichnen möchten. Diese Bezeichnung wählen wir deshalb, weil, wie wir gleich sehen werden, alle Produkte $a_x a_y$, die im Areal dieses 0-Kreuzes vorkommen, den Wert 0 haben und bei der Addition aus der Rechnung fallen.

Das 0-Kreuz teilt das zentrale vom Rahmen eingefasste Feld in vier Quadranten ein, den oberen Plusquadranten (oben links), den oberen Minusquadranten (oben rechts), den unteren Plusquadranten (unten rechts) und den unteren Minusquadranten (unten links).

In den quadratischen Feldchen finden wir alle Produkte (Kombinationen) von a_x und a_y eingetragen und ebenso ihre Frequenzen p . Im obersten Feldchen links treffen wir die Kombination einer a_x -Abweichung -5 ($130 - 5 = 125$ Wirbel) mit einer a_y -Abweichung von -5 ($130 - 5 = 125$ Bauchschilder); $-a_x \times -a_y = -5 \times -5 = +25$. Darüber finden wir die Frequenzzahl (p) = 1. Das heißt: die Kombination 125 Wirbel und 125 Bauchschilder kommt in der ganzen Population von 1000 Schlangen nur bei einem einzigen Exemplar vor. Im Feldchen, das der zweiten Reihe von oben und der zweiten Kolonne von links entspricht, ist die Kombination $a_x = -4$ mit $a_y = -4 = +16$ eingetragen und dabei die Frequenzzahl (p) = 10. Das heißt die Kombination $a_x = -4$ ($130 - 4 = 126$ Wirbel) mit $a_y = -4$ ($130 - 4 = 126$ Bauchschilder) kommt in dem ganzen Material nur bei 10 Schlangen vor. Im zentralen Feldchen treffen wir die Kombination 0×0 . Das heißt $a_x = 0$ begegnet sich hier mit $a_y = 0$. Die Abweichung a_x vom Mittel der Wirbelzahl, 130, ist $= 0$ und die Abweichung a_y vom Mittel der Zahl der Bauchschilder ist $= 0$. $a_x \times a_y$ ist also hier gleich 0. Darüber steht die Frequenzziffer 244. Das heißt: in der Schlangenpopulation finden sich 244 Individuen, von denen ein jedes die mittlere Zahl Wirbel (130) und die mittlere Zahl Bauchschilder (130) besitzt.

Frequenzziffern finden sich hier (bei vollkommener positiver Korrelation) nur in der Diagonale der Feldchen, die von oben links nach unten rechts absteigt. Denn nur hier treffen sich a_x - und a_y -Abweichungen von gleicher Größe und gleichem Vorzeichen, die einzigen, die bei einer solchen vollkommenen und positiven Korrelation überhaupt vorkommen. In allen übrigen Feldchen begegnen sich entweder ungleich große Abweichungen oder Abweichungen mit ungleichem Vorzeichen oder Abweichungen, die sowohl ungleich groß als von entgegengesetzter Richtung sind.

In den Feldchen des zentralen Kreuzes ist $a_x \times a_y$ immer gleich 0, denn entweder ist hier $a_x = 0$ oder dann ist $a_y = 0$, oder es sind beide (im Zentrum des Kreuzes) $= 0$. Da hier $a_x \times a_y$ immer $= 0$ ist, so ist selbstverständlich auch $p \times a_x \times a_y = 0$. Das zentrale Feldchenkreuz fällt gänzlich aus der Rechnung.

Im linken oberen Quadranten finden sich lauter Kombinationen (Produkte) von $-a_x$ mit $-a_y$. Die Produkte $p(-a_x \times -a_y)$ erhalten also hier alle ein positives Vorzeichen. (Oberer Plusquadrant).

In den Feldchen des rechten oberen Quadranten treffen sich $+a_x$ -Werte mit $-a_y$ -Werten. Die Produkte $p(+a_x \times -a_y)$ erhalten hier alle das negative Vorzeichen. (Oberer Minusquadrant).

Im unteren rechten Quadranten finden sich lauter Kombinationen von $+a_x$ mit $+a_y$. Also sind hier alle $p a_x a_y$ positiv. (Unterer Plusquadrant).

Im linken unteren Quadranten trifft immer eine $+a_y$ mit einer $-a_x$ -Abweichung zusammen. Die Produkte $p a_x a_y$ bekommen hier ein negatives Vorzeichen. (Unterer Minusquadrant).

Und nun zur Rechnung! Der Ausdruck, den wir auszurechnen hatten (Zähler der BRAVAISSchen Formel) lautete $\sum p a_x a_y$. Es müssen also alle $p a_x a_y$ ausgerechnet und zusammengezählt werden. Diese finden sich nur in der Diagonale. Außerdem kommt das zentrale $p a_x a_y = 244 \times 0 \times 0 = 0$ nicht in Betracht.

Im rechten oberen und im linken unteren Quadranten finden sich überhaupt keine Frequenzen; diese finden sich nur in den positiven Quadranten. Rechnen wir sie aus und zählen wir sie zusammen.

Oberer Plusquadrant	$p \times a_x \times a_y$	
	$1 \times -5 \times -5 = +$	25
	$10 \times -4 \times -4 = +$	160
	$44 \times -3 \times -3 = +$	396
	$117 \times -2 \times -2 = +$	468
	$206 \times -1 \times -1 = +$	206
Zentrales Feldchen	$244 \times 0 \times 0 =$	0
Unterer Plusquadrant		
	$206 \times +1 \times +1 = +$	206
	$117 \times +2 \times +2 = +$	468
	$44 \times +3 \times +3 = +$	396
	$10 \times +4 \times +4 = +$	160
	$1 \times +5 \times +5 = +$	25
		<hr/>
		$= + 2510$

Somit ist $\sum p a_x a_y$

Wir haben nun den Nenner des Bruches in der theoretischen BRAVAISSchen Formel zu berechnen. Der Ausdruck lautet:

$$n \sigma_x \sigma_y$$

Das heißt, es ist die Standardabweichung der X-Reihe mit der Standardabweichung der Y-Reihe zu multiplizieren und sodann das Produkt selbst wieder mit n , das heißt der Gesamtzahl der Varianten. Wir wissen, daß in unserem Falle $n = 1000$ ist. Da die beiden Reihen vollkommen identisch sind, so sind selbstverständlich auch ihre Standardabweichungen identisch, und wir brauchen die Rechnung nur

einmal auszuführen. Wir berechnen sie nach der Formel $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum p a^2}{n}}$. Das

Verfahren ist uns von früher her geläufig. Wir wollen es zum Überfluß noch einmal durchführen. Zunächst $\sum p a^2$. Es müssen alle a -Abweichungen quadriert, die quadrierten Abweichungen mit ihrer Frequenz p multipliziert und die so erhaltenen Produkte $p a^2$ zusammengezählt werden.

Korrespondierende Variantenklassen . . .	130	129	128	127	126	125
		131	132	133	134	135
α -Abweichungen von $M \pm$	0	1	2	3	4	5
α^2	0	+ 1	+ 4	+ 9	+ 16	+ 25
ϕ Frequenzen	244	206	117	44	10	1
$\phi \alpha^2$ für die Plusklassen	0	+ 206	+ 468	+ 396	+ 160	+ 25
$\phi \alpha^2$ für die Minusklassen		+ 206	+ 468	+ 396	+ 160	+ 25

$\Sigma \phi \alpha^2$ für alle Klassen = 2510.

$$\frac{\Sigma \phi \alpha^2}{n} = \frac{2510}{1000} = 2,51.$$

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma \phi \alpha^2}{n}} = \pm \sqrt{2,51} = \pm 1,584\,298.$$

Setzen wir nun die gefundenen Werte im Ausdruck $n \sigma_x \sigma_y$ ein, so erhalten wir $1000 \times \pm 1,584\,298 \times \pm 1,584\,298 = + 2510$.

Es sind uns nun alle Elemente zur Berechnung des Korrelationskoeffizienten nach der BRAVAISSCHEN Formel $r = \frac{\Sigma \phi \alpha_x \alpha_y}{n \sigma_x \sigma_y}$ bekannt. $\Sigma \phi \alpha_x \alpha_y$ berechneten wir zu 2510 und $n \sigma_x \sigma_y$ ebenfalls zu 2510.

$$\text{Somit } r = \frac{\Sigma \phi \alpha_x \alpha_y}{n \sigma_x \sigma_y} = \frac{2510}{2510} = + 1.$$

Der Koeffizient der Korrelation zwischen Wirbelzahl und Zahl der Bauchschilder bei unserer supponierten Schlangenspopulation ist + 1. Berechnen wir nun sofort auch noch den mittleren Fehler nach der Formel $m_r = \frac{1-r^2}{\sqrt{n}}$.

$$m_r = \frac{1-r}{\sqrt{n}} = \frac{1-1^2}{\sqrt{1000}} = \frac{0}{31,623} = 0.$$

Wir würden auch 0 für irgendeinen beliebigen anderen Wert von n erhalten. Die Formel hat offenbar nur Sinn und Gültigkeit, wenn r kleiner als 1 ist. Ist die Korrelation vollkommen, so ist der mittlere Fehler des Korrelationskoeffizienten = 0.

Ich gehe zu einem andern fiktiven Beispiel über. Angenommen, ich habe es mit einer Meeresschnecke aus der Ordnung der Vorderkiemer (Prosobranchia) und der Unterordnung der Diotocardia zygobranchia zu tun. In der asymmetrischen Mantelhöhle liegen bei unserer Schnecke, ähnlich wie bei *Haliotis*, zwei Kiemen, eine größere linke und eine kleinere rechte. Es interessiert mich zu erfahren, ob die beiden Kiemen mit Bezug auf ihre Größe korrelativ variieren und wenn ja, welcher Art die Korrelation ist. Ich untersuche also 1000 Exemplare unserer Prosobranchierspezies. Alle haben die gleiche Körpergröße und eine gleichgroße Mantelhöhle. Ich messe bei jedem Exemplar die Länge beider Kiemen. Die Länge der größeren linken Kieme betrachte ich als die supponierte oder X-Eigenschaft und diejenige der kleineren als die relative oder Y-Eigen-

schaft. Zur Klassifikation des Materials richte ich mm-Klassen mit 1 mm Klassen-
spielraum ein. Die Varianten der größeren Kieme bilden dann die X-Reihe, die
entsprechenden der kleineren die Y-Reihe. Die Befunde stelle ich nach gegebener
Vorschrift zu einer Korrelationstabelle zusammen. Diese bekommt, so nehme
ich an folgendes Aussehen.

Tabelle der supponierten, absoluten, negativen Korrelation zwischen der
linken größeren und rechten kleineren Kieme einer Schneckenart.

M_x												
α	-5	-4	-3	-2	-1	0	+1	+2	+3	+4	+5	p
-5											1 (-25)	1
-4										10 (-16)		10
-3									44 (-9)			44
-2								117 (-4)				117
-1							206 (-1)					206
M_y	0					244 (0)						244
+1					206 (-1)							206
+2				117 (-4)								117
+3			44 (-9)									44
+4		10 (-16)										10
+5	1 (-25)											1
p	1	10	44	117	206	244	206	117	44	10	1	1000 = n

X-Reihe. Supponierte Eigenschaft. Größere Kieme.												
assen, mm	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	

Y-Reihe. Relative Eigenschaft. Kleinere Kieme.												
Klassen, mm	20	19	18	17	16	15	14	13	12	11	10	

Kleinere Kieme.
Relative Eigenschaft.
Y-Reihe.
Klassen, mm 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30

X-Reihe. Supponierte Eigenschaft. Größere Kieme.

Klassen, mm 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30

Die Betrachtung der Tabelle lehrt, daß beide Variationsreihen, die X- und
die Y-Reihe, symmetrisch und daß beide identisch sind, daß ihre Variationspolygone
sich decken müssen. Die Frequenzen im Korrelationsfeld bilden eine einzige
diagonale Reihe. Offenbar haben wir es wiederum mit einem Fall absoluter Korre-
lation zu tun. Aber die Frequenzendiagonale steigt diesmal von der rechten
oberen Ecke geradlinig zu der linken unteren hinab. Es
bedarf keiner langen Überlegung, um einzusehen, daß es sich hier zwar um a b s o -
lute, doch um negative Korrelation handelt. Der Mittelwert M_x
der X-Reihe ist 25 (seine α -Abweichung = 0); der Mittelwert M_y der Y-Reihe ist 15
(seine α -Abweichung = 0). 244 Schnecken haben den Mittelwert M_x und zugleich
den Mittelwert M_y . Ihre linke Kieme hat eine Länge von 25 mm, ihre rechte
eine solche von 15 mm. Bei 206 Exemplaren beträgt die Länge der linken Kieme

bloß 24 mm ($a_x = -1$). Dafür ist die rechte Kieme um 1 mm länger als der Durchschnitt ($a_y = +1$). Bei 44 Varianten hat die linke Kieme eine Länge von 29 mm ($a_x = +3$), dagegen erscheint bei allen diesen 44 Varianten die rechte Kieme gegenüber dem Durchschnitt um 3 mm verkürzt ($a_y = -3$). Sie hat eine Länge von bloß 12 mm. Dieselbe Erscheinung wiederholt sich bei allen $a_x a_y$ -Kombinationen. Wenn a_x in der positiven Richtung abweicht, so weicht a_y immer um denselben Betrag in negativer Richtung ab. $a_x a_y$ haben immer — es sei denn a sei 0, wie im zentralen Feldchen — entgegengesetzte Vorzeichen und der Quotient aller $\frac{a_x}{a_y}$ ist immer — 1. Alle $p_{a_x a_y}$ sind negativ. Ihre Summe $\Sigma p_{a_x a_y}$ beträgt — 2510. Da der Wert des Nenners in der BRAVAISSchen Formel in diesem Falle der nämliche ist, wie beim vorhergehenden Beispiel ($n \sigma_x \sigma_y = 2510$), so ergibt sich für den Korrelationskoeffizienten in unserem fiktiven Falle der Kiemenlängen

$$r = \frac{\Sigma p_{a_x a_y}}{n \sigma_x \sigma_y} = \frac{-2510}{+2510} = -1.$$

Noch ein fiktiver Fall. Nachdem ich das Schlangenmaterial von 1000 Varianten auf die Korrelationsverhältnisse der Wirbelzahl und der Zahl der Bauchschilder untersucht habe, bin ich neugierig zu erfahren, ob auch korrelative Beziehungen zwischen der Wirbelzahl und der Zahl der Zähne im Munde existieren und wenn ja, welcher Art sie sind. Ich notiere mir also bei jedem einzelnen Schlangenexemplar neben der Zahl der Wirbel, die ich als die X-Eigenschaft betrachte, die Zahl der Zähne, welche die Y-Eigenschaft darstellt. Als Endresultat der Untersuchung, nach vollzogener Klassifizierung und vorschriftsmäßiger Eintragung der Ergebnisse, erhalte ich die nachstehende Korrelationstabelle (S. 381).

Auch hier sind die beiden Variationsreihen, die für die X- und die für die Y-Eigenschaft, identisch. Konstruieren wir die beiden Variationspolygone, so decken sie sich. Die Reihen sind vollkommen symmetrisch. Die mittlere Wirbelzahl M_x ist 130, die mittlere Zahl der Zähne M_y ist 110. Die Frequenzen der zahlreichen verschiedenen Kombinationen von a_x - und a_y -Abweichungen verteilen sich im Korrelationsfeld doppelsymmetrisch. Der vertikale Schenkel des 0-Kreuzes teilt die Frequenzziffern in zwei symmetrische Gruppen, eine rechte und eine linke. Der horizontale Schenkel in zwei ebensolche, eine obere und eine untere. Die größten Frequenzen finden sich in der mittleren Spalte und in der mittleren Reihe, welche zusammen das 0-Kreuz bilden. Zählen wir sämtliche Frequenzen von Abweichungskombinationen ($p_{a_x a_y}$) zusammen, so erhalten wir $\Sigma p_{a_x a_y} = 0$, weil die Frequenzen mit negativem Vorzeichen in gleicher Zahl vorkommen, wie die mit positivem. Der Nenner in BRAVAIS' Formel, $n \sigma_x \sigma_y$, hat, wie in den vorhergehenden Beispielen, den Wert 2510, und wir erhalten:

$$r = \frac{\Sigma p_{a_x a_y}}{n \sigma_x \sigma_y} = \frac{0}{2510} = 0.$$

Der Korrelationskoeffizient ist gleich Null.

Korrelationstabelle für die Wirbelzahl und die Zahl der Zähne einer Schlangenart. Ein fiktiver Fall vollständig fehlender Korrelation.

		M_x											
a		-5	-4	-3	-2	-1	0	+1	+2	+3	+4	+5	p
-5							1 (0)						1
-4						2 (+4)	6 (0)	2 (-4)					10
-3					2 (+6)	12 (+3)	16 (0)	12 (-3)	2 (-6)				44
-2			2 (+6)	12 (+4)	29 (+2)	31 (0)	29 (-2)	12 (-4)	2 (-6)				117
-1		2 (+4)	12 (+3)	29 (+2)	38 (+1)	44 (0)	38 (-1)	29 (-2)	12 (-3)	2 (-4)			206
M_y	0	1 (0)	6 (0)	16 (0)	31 (0)	44 (0)	48 (0)	44 (0)	31 (0)	16 (0)	6 (0)	1 (0)	244
+1			2 (-4)	12 (-3)	29 (-2)	38 (-1)	44 (0)	38 (+1)	29 (+2)	12 (+3)	2 (+4)		206
+2				2 (-6)	12 (-4)	29 (-2)	31 (0)	29 (+2)	12 (+4)	2 (+6)			117
+3					2 (-6)	12 (-3)	16 (0)	12 (+3)	2 (+6)				44
+4						2 (-4)	6 (0)	2 (+4)					10
+5							1 (0)						1
p	1	10	44	117	206	244	206	117	44	10	1	$n = 1000$	

X-Reihe. Supponierte Eigenschaft. Zahl der Wirbel.

Klassen(Wirbelzahl) 125 126 127 128 129 130 131 132 133 134 135

Y-Reihe. Relative Eigenschaft. Zahl der Zähne.

Klassen. Zahl der Zähne
115 114 113 112 111 110 109 108 107 106 105

Das sieht man auch ohne weiteres bei der bloßen Betrachtung der Tabelle. Z. B.: 244 Varianten haben 130 Wirbel (die mittlere Zahl M_x); von diesen haben 48 Exemplare 110 Zähne (die mittlere Zahl M_y). Von den 244 Schlangen, welche 130 Wirbel besitzen, haben 44 111 Zähne, also einen Zahn mehr als der Durchschnitt ist ($a_y = +1$). Aber es existiert hierin keine fixe Korrelation, denn ebenso viele Varianten, nämlich 44, welche die gleiche Wirbelzahl, nämlich 130, aufweisen, haben nur 109 Zähne, also einen weniger als das Mittel ist ($a_y = -1$). Die Plusabweichungen ($+a$) von der mittleren Zahl der Zähne kommen in jeder Variantenklasse der X-Reihe (Zahl der Wirbel) genau gleich häufig vor, wie die entsprechenden Minusabweichungen ($-a$). Mit anderen Worten, jede Eigenschaft variiert vollständig unabhängig von der anderen. Es existiert keine Korrelation. Es ist mir unmöglich, aus der Zahl der Zähne irgendwie auf die Zahl der Wirbel zu schließen. Ebenso wenig ist natürlich das Umgekehrte möglich¹⁾.

¹⁾ Das ist indessen, worauf mich Herr PONIATOWSKI aufmerksam macht, nur für den Fall streng richtig, daß $n = \infty$ ist, da sonst der mittlere Fehler des Korrelationskoeffizienten $\left(m_r = \frac{1-r}{\sqrt{n}}\right)$ nicht gleich 0 ist. In unserm Fall ist $n = 1000$ und wir haben: $m_r = \frac{1-r}{\sqrt{n}} = \frac{1-0}{\sqrt{1000}} = \pm \frac{1}{31,623} = \pm 0,0316$ und deshalb: $r \pm m_r = 0 \pm 0,0316$.

L. Beispiele von Korrelationsuntersuchungen und die Darstellung ihrer Resultate an der Hand von Korrelationstabellen und durch Berechnung des Korrelationskoeffizienten.

Nachdem wir die extremen Fälle der Korrelation, vollkommene Korrelation in positiver und in negativer Richtung, $r = +1$ und $r = -1$, und vollkommen fehlende Korrelation, $r = 0$, biometrisch unter Verwendung fiktiver Populationen dargestellt haben, wollen wir einige empirische Korrelationstabellen mitteilen.

Tabelle der Korrelation zwischen der Länge des Endblättchens und derjenigen des linken Seitenblättchens von *Trifolium pratense*. Nach REITSMA und JOHANNSEN.

		Ax													
α		-5	-4	-3	-2	-1	0	+1	+2	+3	+4	+5	+6	p	
-5		3 (+25)	2 (+20)											5	
-4		1 (+20)	57 (+16)	14 (+12)										72	
-3			9 (+12)	209 (+9)	63 (+6)									281	
-2				17 (+6)	348 (+4)	70 (+2)								435	
-1					25 (+2)	367 (+1)	111 (0)							503	
Ay	0					28 (0)	351 (0)	104 (0)	2 (0)					485	
	+1						49 (0)	219 (+1)	80 (+2)	3 (+3)				351	
	+2							20 (+2)	137 (+4)	49 (+6)	2 (+8)			208	
	+3							1 (+3)	14 (+6)	66 (+9)	26 (+12)			107	
	+4								2 (+12)	28 (+16)	10 (+20)			40	
	+5										7 (+25)	3 (+30)		10	
	+6											2 (+36)		2	
	+7												1 (+42)	1	
p		4	68	240	436	465	511	344	233	120	56	17	6	$n = 2500$	

X -Reihe. Supponierte Eigenschaft. Länge des Endblättchens in mm.

5 mm-Klassen	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65
Zugeordnete mittlere y -Werte	8,75	13,00	17,56	22,06	27,05	31,89	36,31	41,00	45,29	49,82	54,56	60,83	

Y -Reihe. Relative Eigenschaft. Länge des linken Blättchens in mm.

5 mm-Klassen	70	65	60	55	50	45	40	35	30	25	20	15	10	5
Zugeordnete mittlere x -Werte	62,50	62,50	59,00	53,50	47,97	43,29	38,03	33,82	28,35	23,11	18,46	13,40	9,50	

Die erste entnehmen wir JOHANNSEN. Sie bezieht sich auf die von REITSMA an 2500 Blättern von *Trifolium pratense* untersuchte Korrelation zwischen der Länge des Endblättchens und derjenigen des linken Seitenblättchens. Die Messungen wurden bis auf den Millimeter genau vorgenommen und natürlich für jedes einzelne Ganzblatt die beiden Maße notiert.

Beide Variationsreihen sind in Klassen von 5 mm Klassenspielraum eingeteilt. Die Länge des Endblättchens ist als supponierte Eigenschaft (X-Eigenschaft) und die Länge des linken Seitenblättchens als relative Eigenschaft (Y-Eigenschaft) gewählt. Es ergaben sich dann für die X-Reihe 12 und für die Y-Reihe 13 Variantenklassen. Beide Reihen sind asymmetrisch, und der Mittelwert M fällt in keiner der beiden Reihen mit der Mitte einer Klasse genau zusammen. Man wird deshalb bei der Berechnung der Konstanten mit a (Abstand einer Variantenklasse von der freigewählten Ausgangsklasse A) anstatt mit \bar{a} (Abstand einer Klasse vom Mittelwert M) rechnen und anstatt der theoretischen Formeln die Berechnungsformeln verwenden. Sowohl in der X-Reihe wie in der Y-Reihe ist als Ausgangsklasse die 30–35 mm-Klasse gewählt, also sowohl A_x wie $A_y = 32,5$ mm (Mitte dieser Ausgangsklasse).

Schon die bloße Betrachtung der Verteilung der Frequenzen und ihrer absoluten Größen im Korrelationsfeld belehrt uns darüber, daß offenbar eine sehr hohe und zwar positive Korrelation zwischen den beiden Eigenschaften vorhanden ist. Die belegten Korrelationsfeldchen bilden einen relativ schmalen Streifen in diagonalen Richtung von links oben nach rechts unten, und die größten Frequenzen finden sich mit ganz wenigen Ausnahmen, sowohl in den Kolonnen wie in den Zeilen, in der exakten Diagonale. Die Minus-Quadranten (rechts oben und links unten) weisen überhaupt keine Frequenzen auf.

Die Berechnungsformel für den Korrelationskoeffizienten ist, wie oben (S. 374) mitgeteilt, $r = \frac{\sum p a_x a_y - n b_x b_y}{n \sigma_x \sigma_y}$. Am zweckmäßigsten berechnet man — um nach dieser Formel den Wert des Korrelationskoeffizienten zu ermitteln — zunächst die Standardabweichung σ und zwar sowohl für die X-Reihe als für die Y-Reihe; also σ_x und σ_y . Denn wenn man σ nach der Berechnungsformel $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum p a^2}{n} - b^2}$ ausrechnet, so muß man sowieso schon die Werte von a und b ermitteln.

Die Ausführung der Rechnung ergibt zunächst

$$b_x = \frac{\sum p a_x}{n} = -0,3336 \text{ Klassenspielraum}$$

$$b_y = \frac{\sum p a_y}{n} = -0,4848 \text{ Klassenspielraum.}$$

Wir berechnen bei dieser Gelegenheit auch noch die Mittelwerte M_x und M_y nach der Formel $M = A + b$.

$$\begin{aligned} M_x &= A_x + b_x = 32,5 - (0,3336 \text{ Klassenspielraum}) \\ &= 32,5 - (0,3336 \times 5) \\ &= 32,5 - 1,668 = 30,832 \text{ mm} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} M_y &= A_y + b_y = 32,5 - (0,4848 \times 5) \\ &= 32,5 - 2,424 = 30,076 \text{ mm.} \end{aligned}$$

Für $\frac{\sum p a_x^2}{n}$ erhalten wir mit dem früher (Art. XXVII, S. 273 ff.) geübten Berechnungsverfahren den Wert 3,78 und somit

$$\sigma_x = \pm \sqrt{\frac{\sum p a_x^2}{n} - b_x^2} = \pm \sqrt{3,7800 - 0,3336^2} = \pm 1,9154 \text{ Klassenspielraum} \\ = 9,577 \text{ mm.}$$

Für $\frac{\sum p a_y^2}{n}$ erhalten wir den Wert 3,6824 und somit

$$\sigma_y = \pm \sqrt{\frac{\sum p a_y^2}{n} - b_y^2} = \pm \sqrt{3,6824 - 0,4848^2} = \pm \sqrt{3,6824 - 0,2350} \\ = \pm 1,8567 \text{ Klassenspielraum zu 5 mm} = \pm 9,2835 \text{ mm.}$$

Die Berechnung von $\sum p a_x a_y$ mit Hilfe der Korrelationstabelle in der uns schon bekannten, S. 377 erläuterten Weise — Addition aller Produkte aus den Frequenzziffern mit den unter ihnen stehenden in Klammern gesetzten kleinen Zahlen, welche die verschiedenen $a_x a_y$ darstellen — ergibt 8963.

Wir kennen jetzt die Werte aller Elemente, welche die Berechnungsformel des Korrelationskoeffizienten zusammensetzen:

$$r = \frac{\sum p a_x a_y - n b_x b_y}{n \sigma_x \sigma_y} = \frac{8963 - 2500 \times (-0,3336 \times -0,4848)}{2500 \times 1,9154 \times 1,8567} = +0,9627.$$

Berechnen wir noch den mittleren Fehler nach der Formel

$$m_r = \pm \frac{1 - r^2}{\sqrt{n}},$$

so erhalten wir $\pm 0,0015$ und wir schreiben $r = +0,9627 \pm 0,0015$.

Eine sehr große positive Korrelation mit sehr geringem mittleren Fehler!

Wir demonstrieren noch einen Fall negativer Korrelation, der

Tabelle der Korrelation zwischen Körnergewicht und Fettgehalt beim Beseler Hafer.

					A_x									
					a	-3	-2	-1	0	+1	+2	+3	+4	p
A_y	-2									8 (-2)	2 (-4)	1 (-6)		11
	-1						1 (+2)	6 (+1)	22 (0)	33 (-1)	10 (-2)	2 (-3)	1 (-4)	75
	0					1 (0)	2 (0)	10 (0)	48 (0)	37 (0)	8 (0)	1 (0)		107
	+1						1 (-2)	12 (-1)	11 (0)	2 (+1)				26
	+2						2 (-4)	1 (-2)	1 (0)					4
	+3							1 (-3)						1
p					1	6	30	82	80	20	4	1	$n = 224$	

X-Reihe. Fettgehalt, prozentisch.

Klassen	4,5	5	5,5	6	6,5	7	7,5	8	8,5
Y-Werte	42,5	45,8	44,3	41,9	40,1	39,0	37,5	37,5	
ngewicht									

Y-Reihe. Körnergewicht in Milligrammen.

Gewichtsklassen

Zugeordnete X-Werte
(Mittl. Fettgehalt %)

X-Reihe. Fettgehalt, prozentisch.

Klassen 4,5 5 5,5 6 6,5 7 7,5 8 8,5

Zugeordnete Y-Werte } 42,5 45,8 44,3 41,9 40,1 39,0 37,5 37,5
Mittleres Korngewicht }

Y-Reihe. Körnergewicht in Milligrammen.
Gewichtsklassen
Zugeordnete X-Werte
(Mittl. Fettgehalt %)

sich auf das Gewicht und den Fettgehalt von 224 Haferpflanzen nach den von KRARUP an Beseler Hafer ausgeführten Bestimmungen bezieht. Das Korngewicht ist in der Korrelationstabelle in Milligrammen angegeben. Die Gewichtsklassen haben einen Spielraum von 5 mg. Der Fettgehalt ist in Prozenten ausgedrückt. Die Fettgehaltklassen haben einen Spielraum von 0,5%.

Die Berechnung des Korrelationskoeffizienten unter Anwendung der Berechnungsformel $r = \frac{\sum p a_x a_y - n b_x b_y}{n \sigma_x \sigma_y}$ ergibt $r = -0,447 \pm 0,053$. Es ist also sicher eine ansehnliche und zwar negative Korrelation vorhanden. In dem Maße, als der Fettgehalt steigt, nimmt das Körnergewicht ab.

Und nun noch eine weitere Korrelationsstatistik. DAVENPORT und BULLARD (1896) haben die Variabilität überhaupt und die korrelative Variabilität im besonderen der MÜLLERSchen Drüsen, die beim Schweine in der Zahl von 0—10 an der Innenseite des Fußgelenkes der Vorderbeine vorkommen, bei 2000 männlichen und 2000 weiblichen Schweinen untersucht. Die nachfolgende Tabelle bezieht sich auf die

Korrelationstabelle der rechts- und linksseitigen MÜLLERSchen Drüsen an den Vorderbeinen des männlichen Schweines.

		A_x													
a		-4	-3	-2	-1	0	+1	+2	+3	+4	+5	+6	p		
-4	8 (+16)	5 (+12)	2 (+8)										15	Zahl der MÜLLERSchen Drüsen am rechten Bein.	0
-3	4 (+12)	151 (+9)	58 (+6)	9 (+3)	3 (0)								225		1
-2	2 (+8)	65 (+6)	154 (+4)	96 (+2)	28 (0)	7 (-2)	1 (-4)						353		2
-1		14 (+3)	88 (+2)	173 (+1)	128 (0)	28 (-1)	6 (-2)						437		3
A_y	0		5 (0)	27 (0)	119 (0)	153 (0)	77 (0)	26 (0)	3 (0)	1 (0)			411		4
+1		1 (-3)	7 (-2)	24 (-1)	92 (0)	101 (+1)	52 (+2)	11 (+3)	9 (+4)				297	Relative Eigenschaft. am linken Bein.	5
+2				8 (-2)	16 (0)	58 (+2)	48 (+4)	16 (+6)	7 (+8)	0 (+10)	2 (+12)		155		6
+3				1 (-3)	8 (0)	20 (+3)	18 (+6)	17 (+9)	9 (+12)	5 (+15)			78		7
+4					1 (0)	3 (+4)	5 (+8)	3 (+12)	2 (+16)	2 (+20)			16		8
+5						1 (+5)	3 (+10)	3 (+15)	2 (+20)	2 (+25)	1 (+30)		12		9
+6										1 (+30)			1		10
p	14	241	336	430	429	295	159	53	30	10	3	$n=2000$		Variantenklassen	

X-Reihe. Supponierte Eigenschaft. Zahl der MÜLLERSchen Drüsen am linken Bein.

Variantenklassen 0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10

Korrelation zwischen der Zahl der MÜLLERSchen Drüsen des linken und derjenigen des rechten Beines bei 2000 männlichen Schweinen. Die Einrichtung der Tabelle braucht nicht mehr erläutert zu werden.

Wir wollen diese Korrelationsstatistik der MÜLLERSchen Drüsen des Schweines dazu benutzen, um uns noch einmal in der Ausrechnung von Formeln zu üben, indem wir den Wert des Korrelationskoeffizienten für die Variation in der Zahl jener Drüsen nach der Berechnungsformel $r = \frac{\Sigma p a_x a_y - n b_x b_y}{n \sigma_x \sigma_y}$ ermitteln.

Wir berechnen zuerst das erste Glied des Zählers, $\Sigma p a_x a_y$, nach der Anleitung. Es handelt sich darum, jede Abweichung a_x mit der zugehörigen Abweichung a_y zu multiplizieren; die so erhaltenen Werte $a_x a_y$ sind mit der Individuenzahl (Frequenz p), in der sie vertreten sind, zu multiplizieren und alle so gewonnenen Produkte $p a_x a_y$ zu addieren (Σ ist das Summationszeichen). In unserer Variations-tabelle bedeuten wie früher die großen Zahlen die Frequenzen und die in Klammer gesetzten kleinen Zahlen die schon ausgerechneten zugehörigen Produkte $a_x a_y$. Im linken oberen und rechten unteren Quadranten haben alle Produkte $p a_x a_y$ das positive, im rechten oberen und linken unteren das negative Vorzeichen. Im „0-Kreuz“ sind alle diese Produkte = 0.

Tabelle zur Berechnung von $\Sigma p a_x a_y$.

Liste der positiven Produkte $p a_x a_y$		Liste der negativen Produkte $p a_x a_y$	
Linker oberer Quadrant	Rechter unterer Quadrant	Rechter oberer Quadrant	Linker unterer Quadrant
$p \times a_x a_y = p a_x a_y$	$p \times a_x a_y = p a_x a_y$	$p \times -(a_x a_y) = -p a_x a_y$	$p \times -(a_x a_y) = -p a_x a_y$
$8 \times 16 = 128$	$101 \times 1 = 101$	$7 \times -2 = -14$	$1 \times -3 = -3$
$5 \times 12 = 60$	$52 \times 2 = 104$	$1 \times -4 = -4$	$7 \times -2 = -14$
$2 \times 8 = 16$	$11 \times 3 = 33$	$28 \times -1 = -28$	$24 \times -1 = -24$
$4 \times 12 = 48$	$9 \times 4 = 36$	$6 \times -2 = -12$	$8 \times -2 = -16$
$151 \times 9 = 1359$	$58 \times 2 = 116$		$1 \times -3 = -3$
$58 \times 6 = 348$	$48 \times 4 = 192$		
$9 \times 3 = 27$	$16 \times 6 = 96$		
$2 \times 8 = 16$	$7 \times 8 = 56$		
$65 \times 6 = 390$	$2 \times 12 = 24$		
$154 \times 4 = 616$	$20 \times 3 = 60$		
$96 \times 2 = 192$	$18 \times 6 = 108$		
$14 \times 3 = 42$	$17 \times 9 = 153$		
$88 \times 2 = 176$	$9 \times 12 = 108$		
$173 \times 1 = 173$	$5 \times 15 = 75$		
	$3 \times 4 = 12$		
	$5 \times 8 = 40$		
	$3 \times 12 = 36$		
	$2 \times 16 = 32$		
	$2 \times 20 = 40$		
	$1 \times 5 = 5$		
	$3 \times 10 = 30$		
	$3 \times 15 = 45$		
	$2 \times 20 = 40$		
	$2 \times 25 = 50$		
	$1 \times 30 = 30$		
	$1 \times 30 = 30$		
Total	+ 3591	- 58	- 60

Diese vier Werte müssen zusammengezählt werden, um $\Sigma pa_x a_y$ zu erhalten

$$\begin{array}{r} + 3591 + 1652 = + 5243 \\ - 58 - 60 = - 118 \\ \hline \Sigma pa_x a_y = + 5125 \end{array}$$

Wir schreiten jetzt zur Berechnung des Ausdruckes $nb_x b_y$, des zweiten Gliedes im Zähler unserer Formel.

n , die Gesamtzahl aller untersuchten Schweine, ist uns bekannt: $n = 2000$. b bedeutet die Abweichung des Mittelwertes M von A ; also $b = M - A$. Daraus auch $M = A + b$. A ist der zur Berechnung des Mittelwertes frei gewählte Ausgangspunkt einer Variantenreihe. Wir haben sowohl in der X -Reihe als in der Y -Reihe die Klasse 4 (4 MÜLLERSche Drüsen) als Ausgangspunkt gewählt, von dem aus wir die A -Abweichungen der Klassen nach der Plus- und Minusrichtung berechnen.

Wir ermitteln zunächst in der gewohnten Weise den Wert von b nach der Formel $b = \frac{\Sigma pa}{n}$ (man vgl. S. 215, 216, 278 ff.). b muß sowohl für die X -Reihe (b_x) als für die Y -Reihe (b_y) berechnet werden.

Berechnung von b_x .

Korrespondierende Klassen der A_x		5	6	7	8	9	10
X -Reihe (4)		3	2	1	0	—	—
a_x -Abweichungen von $A_x = \pm$	0	1	2	3	4	5	6
Frequenz (p) der Plusklassen .		295	159	53	30	10	3
Frequenz (p) der Minusklassen		430	336	241	14	—	—
Frequenzdifferenz + oder — . .		— 135	— 177	— 188	+ 16	+ 10	+ 3
Diese Differenzen multipliziert mit a_x		(—135×1)	(—177×2)	(—188×3)	(+ 16×4)	(+ 10×5)	(+ 3×6)
		— 135	— 354	— 564	+ 64	+ 50	+ 18

Diese Werte müssen addiert werden, damit wir Σpa_x , die Summe aller Abweichungen von A_x , erhalten.

Die Minuswerte	Die Pluswerte
— 135	+ 64
— 354	+ 50
— 564	+ 18
Total — 1053	+ 132 = — 921
Also ist $\Sigma pa_x = - 921$	
und $b_x = \frac{\Sigma pa_x}{n} = \frac{- 921}{2000} = - 0,4605$.	

Berechnung von b_y .

Korrespondierende Klassen der A_y		5	6	7	8	9	10
Y -Reihe (4)		3	2	1	—	—	—
a_y -Abweichungen der Klassen von $A_y = \pm$.	0	1	2	3	4	5	6
Frequenzen (p) der Plusklassen		297	155	78	16	12	1
„ „ „ Minusklassen		437	353	225	15	—	—
Frequenzdifferenzen + oder —		— 140	— 198	— 147	+ 1	+ 12	+ 1
Diese Differenzen multipliziert mit a_y		— 140	— 396	— 441	+ 4	+ 60	+ 6

Addieren wir diese Werte, um Σpa_y zu erhalten.

Die Minuswerte	Die Pluswerte
— 140	+ 4
— 396	+ 60
— 441	+ 6
Total — 977	+ 70 = — 907

Für b_y haben wir oben den Wert $-0,4535$ erhalten.

$$\text{Mithin } \frac{\sum p a_y^2}{n} - b_y^2 = 3,1625 - (-0,4535^2)$$

$$= 3,1625 - 0,2057 = 2,9568$$

$$\sigma_y = \pm \sqrt{\frac{\sum p a_y^2}{n} - b_y^2} = \pm \sqrt{2,9568} = \pm 1,72.$$

Wir kennen jetzt die Werte der Buchstaben im Ausdruck $n\sigma_x\sigma_y$ und können somit den Wert des Ausdruckes selbst berechnen.

$$n\sigma_x\sigma_y = 2000 \times 1,73 \times 1,72 = 5951.$$

Wir rekapitulieren nunmehr.

Für den Ausdruck $\sum p a_x a_y$ fanden wir den Wert 5125

„ „ „ $n b_x b_y$ „ „ „ „ 417,67

„ „ „ $n\sigma_x\sigma_y$ „ „ „ „ 5951

Setzen wir diese Werte in die Berechnungsformel des Korrelationskoeffizienten ein, so erhalten wir

$$r = \frac{\sum p a_x a_y - n b_x b_y}{n\sigma_x\sigma_y} = \frac{5125 - 417,67}{5951} = + 0,791.$$

Wir wollen nun gleich auch noch den mittleren Fehler m_r dieses Korrelationskoeffizienten nach der Formel $m_r = \pm \frac{1-r^2}{\sqrt{n}}$ bestimmen und erhalten $m_r = \frac{1-0,6257}{44,72} = \frac{0,3743}{44,72} = \pm 0,0084$.

Wir sagen also, der Korrelationskoeffizient für die Variation der Zahl der MÜLLERSchen Drüsen am rechten und am linken Vorderbein der 2000 untersuchten männlichen Schweine beträgt $+ 0,791 \pm 0,0084$. Eine ausgesprochene positive Korrelation ist also ganz sicher vorhanden.

Leicht hätten wir nebenbei auch noch die Mittelwerte für die X-Reihe und für die Y-Reihe bestimmen können, nach der Formel $M = A + b$. Wir wollen diese Berechnung nachholen.

Für die X-Reihe. A_x ist = 4; b_x = $-0,4605$, somit ist $M_x = 3,5395$ Drüsen (am linken Bein).

Für die Y-Reihe. A_y = 4; b_y = $-0,4535$, somit ist $M_y = 3,5465$ Drüsen (am rechten Bein).

Wie man sieht, ist die Berechnung des Korrelationskoeffizienten an Hand der BRAVAISSchen theoretischen Formel $r = \frac{\sum p a_x a_y}{n\sigma_x\sigma_y}$ — die englisch schreibenden Autoren sprechen von der „Product moment“-Methode — eine umständliche Sache. Sie wird noch umständlicher, wenn man genötigt ist, die Berechnungsformel $r = \frac{\sum p a_x a_y - n b_x b_y}{n\sigma_x\sigma_y}$ anzuwenden, und die Rechnerei wird um so zeitraubender, je mehr die Zahl der Variantenklassen in den beiden Variationsreihen X und Y zunimmt. Jede Vereinfachung der Berechnung ist deshalb willkommen. Eine solche Vereinfachung, wenigstens für gewisse Fälle, verdanken wir J. ARTHUR HARRIS, welcher von der sogenannten Differenz-Methode PEARSONS ausgegangen ist. In dieser Methode, mit der wir uns hier nicht weiter zu beschäftigen haben, kommen die positiven Differenzen v zwischen den X- und Y-Paarlingen der Merkmalspaare der Korrelationstabelle zur Verwendung. Aus

diesen Differenzen kann man eine Variationsreihe bilden und deren Standardabweichung σ_v berechnen. Die Formel, nach welcher man mit Hilfe der Differenzmethode den Korrelationskoeffizienten mit derselben Genauigkeit bestimmen kann, wie mit der BRAVAISSchen Berechnungsformel, ohne daß man die Summe der Produkte der x - und y -Abweichungen zu berechnen braucht, lautet:

$$r = \frac{\sigma_x^2 + \sigma_y^2 - \sigma_v^2}{2 \sigma_x \sigma_y}.$$

Für die symmetrischen Korrelationstabellen (siehe Paragraph LI), bei welchen die beiden Variationsreihen X und Y denselben Mittelwert ($M_x = M_y$) und dieselbe Standardabweichung ($\sigma_x = \sigma_y$) haben, läßt sich die Formel sehr vereinfachen, indem wir überall y durch x ersetzen, also

$$r = \frac{\sigma_x^2 + \sigma_x^2 - \sigma_v^2}{2 \sigma_x \sigma_x} = \frac{2 \sigma_x^2 - \sigma_v^2}{2 \sigma_x^2} = 1 - \frac{\sigma_v^2}{2 \sigma_x^2}.$$

Die Ausrechnung nach dieser Formel ist in der Tat sehr vereinfacht. Die Formel gilt in erster Linie für Ganzvarianten, aber sie läßt sich auch auf Klassenvarianten anwenden, wenn man die Klassenmitten als Ganzvarianten verwendet. Da v die positiven Differenzen zwischen zwei Gliedern eines Paares angibt, so kann man für σ_v^2 auch setzen $\frac{\sum p v^2}{n}$, wo n die Zahl der Paare angibt. Die

$$\frac{\sum p v^2}{n}$$

Formel für r lautet dann $r = 1 - \frac{n}{2 \sigma_x^2}$. Bei der Berechnung von r nach dieser Formel ist es nicht einmal nötig, eine Korrelationstabelle aufzustellen. Man kann die Beobachtungen oder Messungen ganz einfach in einer Tabelle zusammenstellen, in welcher die Zahl der Paare von Merkmalen (ihre Frequenz) für jede Differenzklasse angegeben wird.

Im nächsten Artikel, welcher von den symmetrischen Korrelationstabellen handelt, wollen wir die Berechnungsweise des Korrelationskoeffizienten an Hand der HARRISSchen Formeln an Beispielen demonstrieren.

LI. Symmetrische Korrelationstabellen. Homotyposis. Berechnung der Korrelationskoeffizienten mit Harris' Differenzformel.

Wenn man korrelative Variabilität biometrisch untersucht, so ist man bei der Einrichtung der Korrelationstabellen meist nicht im Zweifel darüber, zu welcher von den beiden miteinander verglichenen Variationsreihen, von denen wir die eine als X -Reihe, die andere als Y -Reihe bezeichnen und behandeln, irgendeine einzelne vorliegende Variante gehört, in welcher von beiden sie zu „buchen“ ist. Doch gibt es Fälle, wo man hierüber im Zweifel sein kann, wo die Zuteilung einer Variante zu der einen oder anderen Reihe nur willkürlich erfolgen kann und wo je nach der willkürlichen Verteilung bei der Berechnung des Korrelationskoeffizienten ganz verschiedene Resultate erhalten werden. Studiere ich die Korrelation zwischen der Zahl der MÜLLERSchen Drüsen am rechten und der am linken Vorderbein des Schweines oder zwischen der

Länge des Endblättchens und derjenigen des linken Seitenblättchens bei *Trifolium pratense* und wähle ich im ersteren Fall die Drüsenzahl am linken Bein, im letzteren die Länge des Endblättchens als die supponierte oder *X*-Eigenschaft, so kann ich niemals über die Art der Eintragung auch nur einen Augenblick im Zweifel sein. Jede Ermittlung über die Drüsenzahl eines linken Beines und über die Länge eines Endblättchens wird bei der *X*-Reihe, dagegen jeder Befund über die Drüsenzahl an dem rechten Bein des betreffenden Individuums und über die Länge des linken Seitenblättchens des untersuchten Kleeblattes wird bei der *Y*-Reihe der Korrelationstabelle eingetragen.

Wie aber soll ich vorgehen, wenn ich untersuchen will, ob eine Korrelation zwischen der Ausbildung eines und desselben Merkmals bei verschiedenen völlig gleichwertigen und gleichartigen Varianten existiert? Ich will z. B. untersuchen, ob eine bestimmte Korrelation zwischen dem Geäder der Blätter eines und desselben Baumes besteht, etwa in dem Sinne, daß die Blätter eines und desselben Baumindividuums durchschnittlich untereinander mit Bezug auf das untersuchte Merkmal ähnlicher sind, als durchschnittlich die Blätter einer Zufallspopulation, die von beliebigen, verschiedenen Baumindividuen derselben Sippe gewonnen wurde (*Homotyposis*, PEARSON). Oder ich will mit PEARL und JENNINGS untersuchen, ob eine positive korrelative „homogame“ Variabilität zwischen der Länge der beiden Paarlinge bei einer Population konjugierter Paramaecien besteht, so daß der Unterschied der Größe konjugierter Individuen durchschnittlich merklich und bei allen Populationen konstant geringer ist, als der durchschnittliche Unterschied in der Größe zwischen je zwei aufs Geratewohl herausgegriffenen, paarweise verglichenen nicht konjugierten Individuen. Läßt sich, wie die Engländer sich ausdrücken, ein „assortative mating“ bei der Konjugation nachweisen?

Nennen wir, um bei dem letzteren Falle zu bleiben, mit dem allein wir uns beschäftigen wollen, die beiden Paarlinge einer Paramaecienecopula *A* und *B*. Es ist klar, daß bei jedem Paramaecienpaar jeder der Paarlinge den gleichen Anspruch hat, der *X*-Reihe oder der *Y*-Reihe zugeteilt zu werden. Wenn ich den Paarling *A* der *X*-Reihe und den Paarling *B* der *Y*-Reihe zuteile, oder umgekehrt, so ist das reine Willkür. Ich kann nun etwa auf die Idee kommen, durchgehends den größeren Paarling der *X*-Reihe und den kleineren der *Y*-Reihe zuzuteilen. In diesem Falle wird der Unterschied zwischen den Mittelwerten und den Standardabweichungen der beiden Reihen der größte sein. Von der Größe dieser Werte hängt aber, wie wir wissen, die Höhe des Korrelationskoeffizienten ab. Und so ändert sich der Wert des Korrelationskoeffizienten je nach der Art, wie wir die Paarlinge *A* und *B* der untersuchten Paramaecienecopulae — willkürlich — den beiden Variationsreihen zuteilen. Bei der Population von Paramaecienpaaren, die zur Aufstellung der nachstehenden Tabellen verwendet worden ist, schwankt der Wert des Korrelationskoeffizienten, je nach der Buchung der Paarlinge, zwischen 0,132 und 0,523.

PEARSON (1901) hat ein einfaches Mittel angegeben, um die Willkür zu beseitigen. Es besteht darin, jede Variante zweimal in die Korrelationstabelle einzutragen, einmal an der Stelle, wo sie notiert werden muß, wenn sie der *X*-Reihe

zugeteilt wird und sodann auch an der Stelle, die ihr als Variante der Y-Reihe zukäme. Es wird also jeder Paarling sowohl als X-Variante, wie als Y-Variante behandelt, er erhält das gleiche Recht als wählender wie als ausgewählter. Bei diesem Verfahren erhält man symmetrische Korrelationstabellen und man kann von reziproker Korrelation sprechen. Wir reproduzieren eine solche Tabelle (Tab. I [LI]) für die

Tabelle I (LI).

Symmetrische Korrelationstabelle für die Längen von 125 Paaren von konjugierten Exemplaren von *Paramaecium aurelia*. Jedes Individuum ist doppelt eingetragen (einmal als X-Variante und sodann als Y-Variante).

										A_x																	
a	-7	-6	-5	-4	-3	-2	-1	0	+1	+2	+3	+4	+5	+6	+7	+8	p										
-7								1 (0)					1 (-35)				2	30									
-6						1 (+12)	1 (+6)					2 (-24)					4	31									
-5												1 (-20)					1	32									
-4				4 (+16)	2 (+12)	1 (+8)		2 (0)			3 (-12)						12	33									
-3				2 (+12)	2 (+9)	2 (+6)	1 (+3)	1 (0)	1 (-3)				2 (-15)		1 (-21)		12	34									
-2		1 (+12)		1 (+8)	2 (+6)	4 (+4)	3 (+2)	4 (0)	3 (-2)		3 (-6)						23	35									
-1		1 (+6)			1 (+3)	3 (+2)	4 (+1)	7 (0)	3 (-1)	5 (-2)	6 (-3)						30	36									
A_y	0	1 (0)			2 (0)	1 (0)	4 (0)	7 (0)	6 (0)	7 (0)	4 (0)	3 (0)		3 (0)			38	37									
+1					1 (-3)	5 (-2)	3 (-1)	7 (0)	4 (+1)	2 (+2)	5 (+3)	5 (+4)	6 (+5)	1 (+6)		1 (+8)	40	38									
+2							5 (-2)	4 (0)	2 (+2)	2 (+4)	2 (+6)	2 (+8)	2 (+10)				19	39									
+3				3 (-12)		3 (-6)	6 (-3)	3 (0)	5 (+3)	2 (+6)	2 (+9)	2 (+12)	2 (+15)	1 (+18)	2 (+21)		31	40									
+4			2 (-24)	1 (-20)					5 (+4)	2 (+8)	2 (+12)	2 (+16)					14	41									
+5		1 (-35)			2 (-15)			3 (0)	6 (+5)	2 (+10)	2 (+15)			1 (+30)			17	42									
+6									1 (+6)		1 (+18)		1 (+30)				3	43									
+7						1 (-21)					2 (+21)						3	44									
+8										1 (+8)							1	45									
p	2	4	1	12	12	23	30	38	40	19	31	14	17	3	3	1	$N = 250$										
4 μ -Kl.										30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	4 μ -Kl.	
X-Reihe.																											

jeden Reihe, n in der Formel für den Korrelationskoeffizienten, verdoppelt wird. n gibt beispielsweise die Zahl der auf die MÜLLERSchen Drüsen untersuchten Schweine (die Zahl der untersuchten vorderen Beinpaare) oder die Zahl der untersuchten Kleeblätter an. Bei der doppelten Buchhaltung der symmetrischen Tabellen ist die Zahl der Varianten (der Paramaeciumindividuen) verdoppelt. Wir bezeichnen sie mit N . Dividieren wir N durch 2, so erhalten wir n , die Zahl der Paramaecienpaare. — Die eingetragenen Klassenwerte bezeichnen die Klassenmitte. Da der Klassenspielraum 4μ ist, so sind sie mit 4 zu multiplizieren um die absoluten Werte der äquidistanten Klassenmitten in Mikromillimetern zu erhalten.

Wie man zum Zwecke der Ermittlung des Korrelationskoeffizienten den Ausdruck $\sum p a_x a_y$ nach dieser Tabelle berechnet, wissen wir. Man kann aber, wie JENNINGS gezeigt hat, die umständliche Rechnerei ganz wesentlich vereinfachen. Ein Blick auf die Tabelle zeigt, daß die von links oben nach rechts unten ziehende Diagonale (die durch eine unterbrochene Linie hervorgehoben ist) die Symmetrielinie darstellt, zu deren beiden Seiten alle Werte, die mit größeren Ziffern bezeichneten Frequenzen sowohl wie die durch die kleinen eingeklammerten Zahlen angegebenen Produkte $a_x a_y$, ganz gleichwertig sind und auch das gleiche Vorzeichen haben. Die Summe aller Produkte $p a_x a_y$ in der rechten oberen Hälfte des Korrelationsfeldes ist also genau gleich derjenigen der linken unteren Hälfte dieses Feldes, wobei noch zu beachten ist, daß die in der Diagonale selbst liegenden Werte durch dieselbe halbiert werden. Es ist also ganz unnütz, sämtliche Werte der 4 Quadranten zusammenzuzählen, ja es ist ganz unnütz, sämtliche Werte auch nur einzutragen. Es genügt, sie in der einen Hälfte des Feldes und in der Diagonale, in der letzteren nur im halben Betrage, einzutragen. Zählt man zusammen, so erhält man exakt die Hälfte der Summe, die man für das ganze Feld erhalten hätte, braucht also, um letztere zu erhalten, nur mit 2 zu multiplizieren.

Wir können so verfahren, und das ist in der nachfolgenden, vereinfachten Korrelationstabelle II (LI) geschehen, daß wir immer den größeren Paarling einer Paramaeciumcopula als zur X-Reihe und den kleineren als zur Y-Reihe gehörig betrachten. Ein Beispiel: Von zwei konjugierenden Paramaecien hat das eine, größere Exemplar eine Länge von $44 \times 4\mu$, das andere kleinere eine solche von $34 \times 4\mu$. Ich notiere diese Copula nur einmal, in der zur X-Klasse 44 gehörenden Kolonne und in der zur Y-Klasse 34 gehörenden Reihe. In einer solchen Tabelle ist also jedes Paar nur einmal eingetragen.

Es ist übrigens, wie eine einfache Überlegung zeigt, gar nicht nötig, bei nur einmaliger Buchung eines jeden Paramaecienpaares den größeren Paarling stets als X-Variante und den kleineren stets als Y-Variante (oder umgekehrt) zu betrachten. Wir können wirklich, ohne das Resultat zu verändern, in dieser Beziehung ganz willkürlich verfahren. Wählen wir z. B. das vorhin erwähnte Paramaecienpaar und betrachten wir jetzt den größeren Paarling ($44 \times 4\mu$) als Y-Variante und den kleineren ($34 \times 4\mu$) als X-Variante. Dann muß ich $a_x a_y$ für dieses Paar in dem Feldchen eintragen, das durch einen Stern * bezeichnet wird. An dieser Stelle hat aber $a_x a_y$ genau den gleichen Wert und das gleiche Vorzeichen, nämlich - 21, wie bei dem ersteren Verfahren, zählt also genau gleich viel bei der Berech-

Tabelle II (LI).

		A_x																I II III			
a		-7	-6	-5	-4	-3	-2	-1	0	+1	+2	+3	+4	+5	+6	+7	+8	p_y	p_x	$p_y + p_x$	
-7									1 (0)					1 (-35)				2		2	30
-6							1 (+12)	1 (+6)					2 (-24)					4		4	31
-5													1 (-20)					1		1	32
-4					2 (+16)	2 (+12)	1 (+8)		2 (0)			3 (-12)						10	2	12	33
-3					1 (+9)	2 (+6)	1 (+3)		1 (0)	1 (-3)				2 (-15)		1 (-21)		9	3	12	34
-2						2 (+4)	3 (+2)		4 (0)	5 (-2)		3 (-6)						17	6	23	35
-1			**					2 (+1)	7 (0)	3 (-1)	5 (-1)	6 (-3)						23	7	30	36
A_y	0								3 (0)	7 (0)	4 (0)	3 (0)		3 (0)				20	18	38	37
+1										2 (+1)	2 (+2)	5 (+3)	5 (+4)	6 (+5)	1 (+6)		1 (+8)	22	18	40	38
+2											1 (+4)	2 (+6)	2 (+8)	2 (+10)				7	12	19	39
+3												1 (+9)	2 (+12)	2 (+15)	1 (+18)	2 (+21)		8	23	31	40
+4													1 (+16)					1	13	14	41
+5															1 (+30)			1	16	17	42
+6																			3	3	43
+7						*													3	3	44
+8																			1	1	45
p_x					2	3	6	7	18	18	12	23	13	16	3	3	1	$\frac{n}{125}$	$\frac{n}{125}$	$N=250$	μ -Kl.
																					4 μ -Kl.
																					X-Reihe.

nung der Summe $\Sigma p a_x a_y$. Ein anderes Beispiel. Von zwei konjugierenden Paramaecien ist das größere $36 \times 4 \mu$ lang, das kleinere $31 \times 4 \mu$. Ich registriere diesen Fall wiederum umgekehrt als in der Tabelle, nämlich so, daß ich das größere Individuum als Y-Variante, das kleinere als X-Variante betrachte. Dann kommt die betreffende Eintragung im linken oberen Quadranten anstatt auf das Feldchen rechts von der Diagonale in das symmetrisch dazu gelegene Feldchen links von derselben, das mit einem doppelten Stern ** bezeichnet ist. Die Eintragung hat genau denselben Wert und dasselbe Vorzeichen, nämlich + 6.

Bei der Berechnung des Mittelwertes und der Standardabweichung ist der offensichtliche Vorteil der symmetrischen Korrelationstabellen der, daß wir sofort den Mittelwert aller Varianten, der ganzen Population erhalten. Aber das läßt sich auch bei einmaliger Eintragung der $a_x a_y$ -Werte in der beschriebe-

nen Weise leicht ermöglichen. Man braucht bloß die Klassenfrequenzen der x -Reihe zu den Frequenzen der entsprechenden Klassen der y -Reihe zu addieren, wie das in den letzten 3 Kolonnen I, II, III rechts in der Tabelle geschehen ist. Die Berechnung des Mittelwertes, von b , und der Standardabweichung erfolgt für die Variationsreihe der symmetrischen Tabelle in der gewohnten Weise. Es ist aber eben nur ein Mittelwert, ein b und eine Standardabweichung zu berechnen, nicht ein M_x und ein M_y , ein b_x und b_y , ein σ_x und ein σ_y . Bei der Berechnung dieser Konstanten muß man natürlich N (die Gesamtzahl der Individuen) in die Formel einsetzen, dagegen bei der Berechnung des Korrelationskoeffizienten n (die Gesamtzahl der Paramaecienpaare).

Die Formel zur Berechnung der Standardabweichung wäre also

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum p a^2}{N} - b^2}$$

und diejenige zur Berechnung des Korrelationskoeffizienten

$$r = \frac{\sum p a_x a_y - n b^2}{n \sigma^2}.$$

Biometrische Methoden erwecken größeres Interesse, wenn man zeigt, zu welchen Resultaten ihre Anwendung in der Biologie führen kann. Aus diesem Grunde will ich einige der Resultate anführen, zu denen PEARL (1906/1907) bei seiner biometrischen Untersuchung der Konjugation bei *Paramaecium caudatum* gelangt ist. Er hat nachgewiesen, daß in der Tat mit ausgesprochener Vorliebe gleich große Individuen konjugieren. Die „homogame Korrelation“ zwischen den Längen der Individuen von Konjugiertenpaaren ist in allen untersuchten Populationen der verschiedenen Kulturen ungefähr gleich groß. Der Korrelationskoeffizient liegt, was die Körperlänge anbetrifft, zwischen + 0,5 und + 0,6 und sein wahrscheinlicher Fehler etwa zwischen $\pm 0,03$ und 0,06. Auch mit Bezug auf die Körperbreite wurde von PEARL positive „homogame“ Korrelation nachgewiesen. Das Vorhandensein dieser positiven Korrelationen wird nicht etwa dadurch bedingt, daß vielleicht ein lokaler Umweltfaktor so wirkt, daß die konjugierten Individuen relativ gleich groß werden. Denn wenn man konjugierte Individuen ganz aufs Geratewohl mit konjugierten Individuen anderer Paare vergleicht, so verschwindet jede Korrelation. Auch wenn man ganz aufs Geratewohl nichtkonjugierte Individuen der Population entnimmt und sie paarweise vergleicht, so ergibt die biometrische Untersuchung, daß sich in einer solchen Population von Zufallspaaren die Korrelation zwischen der Größe der beiden verglichenen Individuen deutlich dem Wert 0 nähert. Die Korrelation ist in späteren Stadien der Konjugation nicht größer als in früheren, so daß nicht anzunehmen ist, daß der Vorgang der Konjugation selbst einen Ausgleich in der Größe der Paarlinge herbeiführt. Als Grund der homogenen Korrelation darf ferner nicht etwa eine aktive Auswahl betrachtet werden, vielmehr liegt der Grund darin, daß sich der äußerliche Konjugationsvorgang rein mechanisch zwischen gleich großen Individuen leichter vollziehen kann.

Wir haben im vorhergehenden Artikel von der in erster Linie für symmetrische Korrelation von Ganzvarianten gültigen, vereinfachten HARRISSchen Berechnungsweise des Korrelationskoeffizienten auf Grund der Formel $r = 1 - \frac{\sigma_v^2}{2 \sigma_x^2}$ gesprochen, wo r die positiven Differenzen zwischen

den Gliedern eines Merkmalspaares, X und Y , bedeutet. Wir wollen nun mit HARRIS für einen konkreten Fall eine solche Berechnung vornehmen. FERNANDO DE HELGUERO untersuchte (1906—1907) die Homotyposis (nach PEARSON die Korrelation zwischen gleichwertigen, identischen Teilen eines und desselben Individuums) der Infloreszenzen (Köpfchen) der gemeinen Wegwarte *Cichorium intubus* L., mit Bezug auf die Zahl der Blüten in jeder Infloreszenz. Die Zahl der Blüten in den Köpfchen schwankt zwischen 8 und 17. Die Zahl der Blüten eines Köpfchens wird als die supponierte

oder X -Eigenschaft gewählt und die Zahl der Blüten eines andern Köpfchens derselben Pflanze als die Y -Eigenschaft. DE HELGUERO mußte also zur biometrischen Verarbeitung der Befunde eine symmetrische Korrelationstabelle einrichten. Wir reproduzieren nachstehend diese Tabelle (Tab. III [LI]).

Tabelle III (LI).

ν^2		0	1	4	9	16	25	36	49	64	81	Total-Frequenz
ν	=	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
	Klassen	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	
0	8		1-1	1-2	1-3	2-4						5
1	9	1+1	2-0	2-1	15-2	10-3	1-4	2-5				33
2	10	1+2	2+1	8-0	19-1	11-2	4-3	1-4				46
3	11	1+3	15+2	19+1	134-0	90-1	18-2	1-3				278
4	12	2+4	10+3	11+2	90+1	114-0	97-1	9-2	4-3			337
5	13		1+4	4+3	18+2	97+1	122-0	53-1	2-2			297
6	14		2+5	1+4	1+3	9+2	53+1	96-0	10-1			172
7	15					4+3	2+2	10+1	10-0	3-1		29
8	16								3+1	2-0	1-1	6
9	17									1+1		1
Total-Frequenz		5	33	46	278	337	297	172	29	6	1	$N = 1204$

Wenn wir nun an der Hand der Befunde, welche in der symmetrischen Korrelationstabelle verzeichnet sind, den Korrelationskoeffizienten nach der Formel $r = 1 - \frac{\sigma_\nu^2}{2\sigma_x^2}$ berechnen sollen, so wollen wir zunächst σ_ν^2 bestimmen. Die Standardabweichung σ_ν der Variationsreihe (Frequenzreihe) der Differenzen ν berechnen wir nach der uns wohl bekannten Formel $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum p a^2}{n}}$, in welcher wir a durch ν (Abweichung von der Null-Differenz) und n durch N ersetzen, so daß wir die Formel erhalten $\sigma_\nu = \pm \sqrt{\frac{2 \sum p \nu^2}{N}}$. (Zur Berechnung des Korrelationskoeffizienten nach der Formel $r = 1 - \frac{\sigma_\nu^2}{2\sigma_x^2}$ brauchen wir nun nicht den Wert σ_ν , sondern σ_ν^2 . Das bedeutet im vorliegenden Falle eine Vereinfachung, denn wenn $\sigma_\nu = \pm \sqrt{\frac{2 \sum p \nu^2}{N}}$, so ist $\sigma_\nu^2 = \frac{2 \sum p \nu^2}{N}$. Wir brauchen also keine Wurzel aus-zuziehen.) Die Plus- und Minusabweichungen (hier Differenzen) von der Variantenklasse mit der Null-Differenz ($\nu = 0$) sind ja in unserem Falle gleich groß. 0 repräsentiert also den Mittelwert. ν , die

Differenz, ist gleich null, wenn der Wert des X Merkmals und des zugeordneten Y -Merkmals der gleiche ist, wenn z. B. die Zahl der Blüten im Köpfchen Y die gleiche ist, wie die Zahl der Blüten in der X -Infloreszenz der nämlichen *Cichoriumpflanze*. ν ist gleich 2, wenn die eine Infloreszenz zwei Blüten mehr hat, als die andere, mit ihr verglichene Infloreszenz der nämlichen Pflanze, also z. B. die eine 10, die andere 12 Blüten. Man trägt nun am besten, wenn man noch nicht geübt ist, die Differenzen ν als Indizes der Frequenzziffern in die Korrelationstabelle ein, wie es in unserer Tabelle mit kleinen Ziffern geschehen ist. Im Manuskript schreibt man zweckmäßig der Deutlichkeit halber und um Verwechslungen zu vermeiden, die Differenzindizes mit farbiger Tinte. Wenn ich nun zunächst die Summe Σ der Frequenzen p aller positiven Differenzklassen ν berechnen soll, so fällt, wie ich sofort merke, die ganze diagonale Reihe mit dem Differenzindex 0 ganz aus der Rechnung, denn wenn $\nu = 0$ ist, so ist $p\nu = 0$ und auch $p\nu^2 = 0$. Ich bemerke ferner sofort, daß jede dieser Diagonale parallele Reihe von Frequenzen, mag sie oberhalb oder unterhalb derselben liegen, den gleichen Differenzindex hat, die erste Reihe oberhalb -1 , die erste Reihe unterhalb $+1$, die zweite Reihe oberhalb -2 , die zweite Reihe unterhalb $+2$ usw. Da die Tabelle ganz symmetrisch ist (rechts oben und links unten von der Diagonale), so genügt es vor der Hand, wenn ich die eine Hälfte ausrechne.

In der zweiten Tabelle (Tab. IV [LI]) ist dies geschehen. Sie zeigt uns, wie man σ_p^2 berechnet. In der obersten Zeile sind alle Frequenzen der Differenz 1 ($\nu = 1$) aufgeführt. Sie finden

Tabelle IV (LI).

$$\text{Berechnung von } \sigma_p^2 = \frac{\Sigma p\nu^2}{n} = \frac{2 \Sigma p\nu^2}{N}.$$

ν	1	2	3	4	5	6	7	8	9	$p \times \nu^2 = p\nu^2$		
1	1 +	2 +	19 +	90 +	97 +	53 +	10 +	3 +	1 =	276	$\times 1$	= 276
2	1 +	15 +	11 +	18 +	9 +	2				56	$\times 4$	= 224
3	1 +	10 +	4 +	1 +	4					20	$\times 9$	= 180
4	2 +	1 +	1							4	$\times 16$	= 64
5		2								2	$\times 25$	= 50
										$\Sigma p\nu^2 = 794$		

$$\sigma_p^2 = \frac{2 \Sigma p\nu^2}{N} = \frac{2 \times 794}{1204} = 1,318937.$$

sich in der ersten (oberen oder unteren) der Diagonale parallelen Reihe aufgezählt: 1 + 2 + 19 + 90 usw. Die Summe p dieser Frequenzen der Differenzklasse $\nu = 1$ ist 276. In der zweiten Zeile sind alle Frequenzen der nächstfolgenden Parallelreihe (oben oder unten) aufgestellt, in der die Differenz ν von x und $y = 2$ ist: 1 + 15 + 11 + 18 usw. Ihre Summe p ist hier = 56. Und so fort. — Nun haben wir aber die Frequenzen p der verschiedenen Differenzen ν mit den Quadraten dieser Differenzen, ν^2 , zu multiplizieren und die Produkte zu addieren, um $\Sigma p\nu^2$ zu berechnen. Diese Multiplikation ist in der Tabelle IV (LI) rechts für jede ν -Reihe ausgeführt. Es kommen nur 5 solche Reihen in Betracht, die Reihe für $\nu = 1$, diejenige für $\nu = 2$, die für $\nu = 3$, für $\nu = 4$ und für $\nu = 5$. Die Quadrate dieser Differenzen sind also 1, 4, 9, 16 und 25. Multiplizieren wir diese Quadrate der Differenzen mit ihren zugehörigen Frequenzen 276, 56, 20, 4 und 2, so erhalten wir die Produkte ($p\nu^2$) 276, 224, 180, 64 und 50 und addieren wir diese Produkte, so erhalten wir (also für $\Sigma p\nu^2$) die Summe 794. σ_p^2 ist aber $= \frac{2 \Sigma p\nu^2}{N}$, mithin $= \frac{2 \times 794}{1204} = 1,318937$.

Nun müssen wir, nachdem wir in der Formel $r = 1 - \frac{\sigma_p^2}{2 \sigma_x^2}$ den Zähler des Bruches, σ_p^2 , ausgerechnet und dafür 1,318937 gefunden haben, auch den Nenner, $2 \sigma_x^2$, berechnen. Die Standardabweichung σ_x der X -Reihe 5, 33, 46, 278, 337, 297, 172, 29, 6, 1 (die ja bei unserer symmetrischen Tabelle mit

der Y-Reihe identisch ist) berechnen wir mit der gewöhnlichen, uns schon geläufigen Methode und erhalten $\sigma_x = 1,3252$ und $\sigma_x^2 = 1,7828$, somit $2\sigma_x^2 = 3,5656$. Setzen wir die gewonnenen Werte in die Gleichung ein, so erhalten wir

$$r = 1 - \frac{\sigma_v^2}{2\sigma_x^2} = 1 - \frac{1,318937}{3,5656} = 1 - 0,3699 = 0,6301.$$

Genau den gleichen Wert erhalten wir auch, wenn wir r nach BRAVAIS' Formel berechnen.

Wir wollen nun noch mit der Differenzmethode, unter Benutzung der Formel $r = \frac{\sigma_x^2 + \sigma_y^2 - \sigma_v^2}{2\sigma_x\sigma_y}$ (siehe S. 390), den Korrelationskoeffizienten bei einer nicht symmetrischen Korrelationstabelle für Ganzvarianten berechnen und benutzen dazu die S. 385 mitgeteilte Korrelationstabelle der rechts- und linksseitigen MÜLLERSchen Drüsen an den Vorderbeinen des männlichen Schweines. Für diese haben wir den Korrelationskoeffizienten mit der Berechnungsformel $r = \frac{\sum p a_x a_y - n b_x b_y}{n \sigma_x n \sigma_y}$ berechnet, was eine ziemlich umständliche Rechnerei war. Wir erhielten $r = 0,791$. Wir richten zunächst die Korrelationstabelle für unsern Zweck nach den obigen Angaben ein, was hier zufällig besonders leicht ist.

Tabelle V (LI).

r	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0	8 ⁰	5-1	2-2								
1	4+1	151 ⁰	58-1	9-2	3-3						
2	2+2	65+1	154 ⁰	96-1	28-2	7-3	1-4				
3		14+2	88+1	173 ⁰	128-1	28-2	6-3				
4		5+3	27+2	119+1	153 ⁰	77-1	26-2	3-3	1-4		
5		1+4	7+3	24+2	92+1	101 ⁰	52-1	11-2	9-3		
6				8+3	16+2	58+1	48 ⁰	16-1	7-2		2-4
7				1+4	8+3	20+2	18+1	17 ⁰	9-1	5-2	
8					1+4	3+3	5+2	3+1	2 ⁰	2-1	
9						1+4	3+3	3+2	2+1	2 ⁰	1-1
10										1+1	

Und nun wollen wir dazu übergehen, die Tabelle der Berechnung von $\sigma_v^2 \left(= \frac{\sum p v^2}{n} \right)$ einzurichten, wobei wir alle diagonalen Reihen berücksichtigen müssen, da ja die Korrelationstabelle nicht symmetrisch ist. Wir führen auch die diagonale 0-Reihe auf, obschon sie außer Rechnung fällt.

Tabelle VI (LI).

Berechnung von $\sigma_v^2 = \frac{\sum p v^2}{n}$ für die vorstehende Korrelationstabelle.

v	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	p	v^2	$p v^2$
— 4							1		1		2	4	× 16	= 64
— 3					3	7	6	3	9			28	× 9	= 252
— 2			2	9	28	28	26	11	7	5		116	× 4	= 464
— 1		5	58	96	128	77	52	16	9	2	1	444	× 1	= 444
0	8	151	154	173	153	101	48	17	2	2		809	× 0	= 0
+ 1	4	65	88	119	92	58	18	3	2	1		450	× 1	= 450
+ 2	2	14	27	24	16	20	5	3				111	× 4	= 444
+ 3		5	7	8	8	3	3					34	× 9	= 306
+ 4		1		1	1	1						4	× 16	= 64
												$n =$ 2000		$\sum p v^2$ = 2488

$$\text{Somit } \sigma_v^2 = \frac{\sum p v^2}{n} = \frac{2488}{2000} = 1,244.$$

Wir müssen nun noch, um r berechnen zu können, σ_x und σ_y berechnen. Diese Berechnung haben wir schon S. 388 u. 389 in der üblichen Weise vorgenommen und für σ_x den Wert $\pm 1,73$, für σ_y den Wert $\pm 1,72$ erhalten. Für σ_x^2 erhalten wir 2,9929, für σ_y^2 2,9584; $\sigma_x \sigma_y = 2,9756$ und $2 \times \sigma_x \sigma_y = 2 \times 2,9756 = 5,9512$. Wir haben nun alle Werte ausgerechnet, welche wir nach der Formel kennen müssen, und bekommen:

$$r = \frac{\sigma_x^2 + \sigma_y^2 - \sigma_v^2}{2 \sigma_x \sigma_y} = \frac{2,9929 + 2,9584 - 1,244}{5,9512} = \frac{4,7073}{5,9512} = 0,791,$$

also genau den gleichen Wert, den wir schon früher (S. 389) bei der Berechnung nach der Formel $r = \frac{\sum p a_x a_y - n b_x b_y}{n \sigma_x \sigma_y}$ erhalten haben.

Der Vergleich zeigt offenbar, daß die Berechnung mittels der Differenzmethode sich etwas einfacher gestaltet.

LII. Graphische Darstellung der Korrelation. Geradlinige und nicht-geradlinige Korrelation.

Die BRAVAISSCHE Formel sowohl als die HARRISSCHE sind nur dann anwendbar, wenn die Korrelation eine geradlinige oder annähernd geradlinige ist. Geradlinig ist eine Korrelation dann, wenn der durchschnittlichen Zunahme des Wertes eines Merkmals (der supponierten Eigenschaft) immer eine derartige durchschnittliche Zunahme, beziehungsweise Abnahme des Wertes des anderen Merkmals (der relativen Eigenschaft) entspricht, daß das Verhältnis der Zunahme (resp. Abnahme) der einen Eigenschaft zu der Zunahme (resp. Abnahme) der anderen konstant das nämliche bleibt. Einige fiktive Beispiele.

Erstes Beispiel:

Variationsklassen der supponierten Eigenschaft. Länge

in mm, Klassenabstand = Zunahme oder Differenz

1 mm 20 21 22 23 24 25

Entsprechende Durchschnittswerte der relativen Eigen-

schaft. Breite in mm. Abnahme 3 mm 20 17 14 11 8 5

Das Verhältnis der durchschnittlichen Zunahme der supponierten Eigenschaft zu der entsprechenden Abnahme der relativen Eigenschaft ist hier immer 1 : 3. Die (negative) Korrelation ist geradlinig.

Ein weiteres Beispiel:

Variationsklassen der supponierten Eigenschaft.

Länge in mm, Klassenabstand 1 mm . . 20 21 22 23 24 25

Die zugehörigen Durchschnittswerte der relativen

Eigenschaft, Gewicht in Milligrammen . . 30 30,5 31 31,5 32 32,5

Das Verhältnis der durchschnittlichen Zunahme der einen zu derjenigen der anderen Eigenschaft ist hier konstant 1 : 0,5. Es herrscht geradlinige und zwar positive Korrelation.

Ein fiktives Beispiel nicht geradliniger Korrelation:

Variationsklassen des supponierten Merkmals.

Länge in mm. Klassenabstand (Zunahme

1 mm) 19 20 21 22 23 24 25

Die zugehörigen Durchschnittswerte des rela-

tiven Merkmals, z. B. Breite in mm . 17 18 20 23 27 24 20

+1 +2 +3 +4 -3 -4

Das Verhältnis der durchschnittlichen Zunahme des supponierten Merkmals zu der durchschnittlichen Veränderung (Zunahme, Abnahme) des relativen Merkmals ist hier sehr wechselnd. Wir erhalten nacheinander die Verhältnisse

$$\frac{1}{1} \quad \frac{1}{+2} \quad \frac{1}{+3} \quad \frac{1}{+4} \quad \frac{1}{-3} \quad \frac{1}{-4}$$

Die Korrelationslinie ist hier stark unregelmäßig, gebrochen, verläuft im Zickzack.

Die Bezeichnungen „geradlinige“, „ungeradlinige“ Korrelation beziehen sich auf die graphische Darstellung der Korrelation, zu deren Besprechung wir nunmehr übergehen.

Die einfachste Darstellung, die in der Literatur am häufigsten Verwendung gefunden hat, ist die folgende.

Ich ziehe (Fig. 101) eine horizontale Linie und trage auf derselben in beliebiger Skala aber gleichgroßen Abständen die Klassen (resp. Klassenmitten) der X-Reihe ein, in aufsteigender Reihenfolge von links nach rechts. Die Richtung nach links ist also die Minus-Richtung, die nach rechts die Plusrichtung. Senkrecht auf dieser Abszisse errichte ich eine Ordinatenkala, deren Einheiten ich wiederum beliebig groß wählen kann. Die Richtung nach oben sei an dieser Skala die Minus-Richtung, nach unten die Plusrichtung. Ich errichte nun über jedem markierten Klassenpunkte eine Ordinate, deren Höhe (Länge) dem Durchschnittswert der zu der betreffenden X-Klasse gehörigen Y-Eigenschaft entspricht. Wenn ich nun die oberen Endpunkte der Ordinaten miteinander verbinde, so erhalte ich die Korrelationslinie. Nach dieser Manier ist in der folgenden Figur 101 die Korrelationslinie für unser erstes fiktives Korrelationsbeispiel konstruiert. Sie stellt eine gerade Linie dar. Es handelt sich um geradlinige Korrelation.

Sie steigt von links unten nach rechts oben empor, was nach der gewählten Anordnung der Plus- und Minusrichtungen negative Korrelation bedeutet. Die Autoren pflegen die Ordinatenskala umgekehrt zu orientieren, mit nach unten absteigender Skala. Unsere Orientierung scheint uns zweckmäßiger zu sein, weil sie mit dem Bild der Verteilung der $a_x a_y$ - oder $a_x a_y$ -Frequenzziffern in den Korrelationstabellen übereinstimmt. Auch dort steigen im Korrelationsfeld die größten Frequenzziffern der Reihen und Spalten bei negativer Korrelation in einer Diagonale von rechts oben nach links unten hinunter. Vgl. die Tabelle auf S. 379, 384.

In der nachstehenden Figur 102 ist nach demselben Verfahren die Korrelationslinie für unser zweites fiktives Beispiel konstruiert. In diesem Beispiel handelt es sich um positive Korrelation. Mit wachsender Durchschnittslänge (X -Eigenschaft) steigt das entsprechende durchschnittliche Gewicht (Y -Eigenschaft). Wir ordnen hier am besten die Ordinaten nach unten von der Abszisse an und erhalten eine gerade Linie (geradlinige Korrelation), welche von links oben nach rechts unten zieht und sich so in der Richtung mit dem Bilde positiver Korrelation in unseren Korrelationstabellen deckt.

Figur 103 bringt uns nach dem nämlichen Verfahren die graphische Darstellung der Korrelation nach unserem fiktiven dritten Korrelationsbeispiel. Anfangs nimmt mit zunehmender durchschnittlicher Länge die zugeordnete durchschnittliche Breite bis zu einem

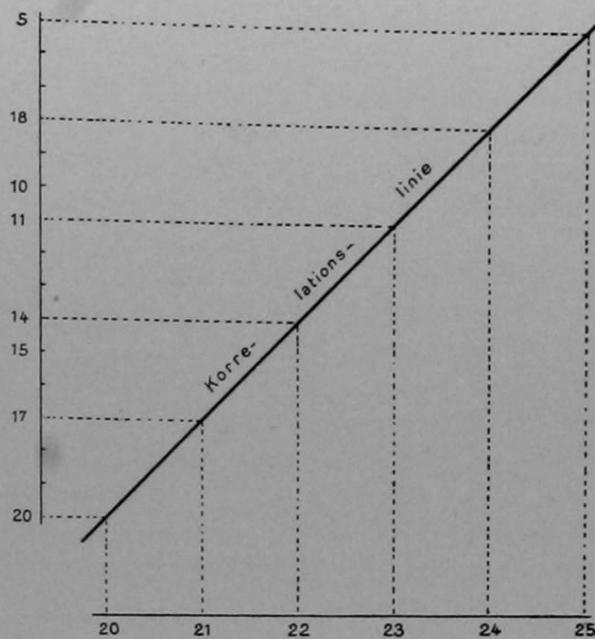


Fig. 101.

Vollkommene, negative, geradlinige Korrelation.
Erklärung im Text.

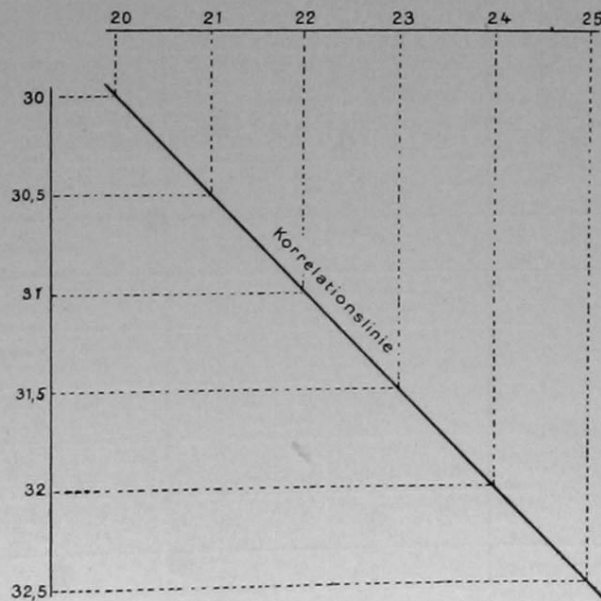


Fig. 102.

Vollkommene, positive, geradlinige Korrelation.
Erklärung im Text.

Maximum zu, von dem an sie dann bei fortgesetzter Zunahme der mittleren Länge progressiv wieder sinkt. Die Korrelation ist also zuerst positiv und sodann negativ. Die Korrelationslinie ist krumm und gebrochen. Bei der

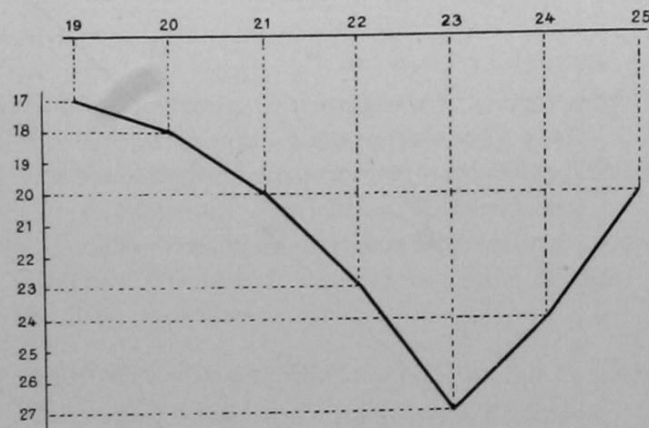


Fig. 103.

Krumme, gebrochene, anfangs positive, nachher negative Korrelation. Weitere Erklärung im Text.

artiger Korrelation läßt sich die BRAVAISSCHE Formel zur Ermittlung des Korrelationskoeffizienten nicht verwenden. Der Verlauf der Korrelationslinie legt hier den Gedanken nahe, sie in zwei Strecken zu zerlegen, eine Strecke bis zum Maximum der durchschnittlichen Breite und die andere vom Maximum bis zum Ende. Aber jede dieser Strecken ist ja selbst wieder eine krumme Linie. Mit der Biometrik der Korrelation bei von der Geraden stark und un-

M_x												
α	-5	-4	-3	-2	-1	0	+1	+2	+3	+4	+5	p
-5									1 (-15)			1
-4						1 (0)	1 (-4)	3 (-8)	1 (-12)	1 (-16)		9
-3				1 (+6)	2 (+3)	7 (0)	7 (-3)	7 (-6)	4 (-9)	1 (-12)		29
-2			1 (+6)	3 (+4)	13 (+2)	17 (0)	15 (-2)	8 (-4)	2 (-6)	1 (-8)		60
-1		1 (+4)	6 (+3)	16 (+2)	21 (+1)	21 (0)	17 (-1)	9 (-2)	3 (-3)	1 (-4)		95
M_y	0	1 (0)	7 (0)	15 (0)	20 (0)	23 (0)	20 (0)	15 (0)	6 (0)	3 (0)	1 (0)	1 (0)
+1			1 (-4)	6 (-3)	16 (-2)	21 (-1)	21 (0)	17 (+1)	9 (+2)	3 (+3)	1 (+4)	95
+2				1 (-6)	3 (-4)	13 (-2)	17 (0)	15 (+2)	8 (+4)	2 (+6)	1 (+8)	60
+3					1 (-6)	2 (-3)	7 (0)	7 (+3)	7 (+6)	4 (+9)	1 (+12)	29
+4						1 (0)	1 (+4)	3 (+8)	3 (+12)	1 (+16)		9
+5									1 (+15)			1
p -Frequenzen der X-Klassen	1	9	29	60	95	112	95	60	29	9	1	$n = 500$
X-Reihe mm-Klassen	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	Frequenzen der Y-Klassen p
Zugeordnete mittlere Y-Werte	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	Klassen der Y-Reihe Länge in mm
												Den Y-Klassen zugeordnete mittlere Werte der X-Eigenschaft

regelmäßig abweichenden Korrelationslinien können wir uns indes hier nicht beschäftigen. Sie spielt auch in der Biologie eine relativ geringfügige Rolle.

JOHANNSEN führt in seinem Buche die vorstehende schematische Korrelationstabelle vor, welche in mancher Beziehung sehr instruktiv ist. Die dieser Form der Korrelation entsprechende Korrelationslinie hat einen ganz ähnlichen Verlauf, wie die eben dargestellte. Ermittelt man nun — wir wollen auf die Ausführung der Rechnung verzichten — den Korrelationskoeffizienten mit Hilfe der BRAVAISSchen Formel, so erhält man $r = 0$! Und trotzdem ist eine ganz charakteristische Korrelation vorhanden.

Aus der Größe und Verteilung der Frequenzen im Korrelationsfeld dieser Tabelle kann wenigstens der Ungeübte nicht sofort ersehen, daß es sich um eine von der geradlinigen äußerst stark abweichende Korrelationsform handelt, bei der die Anwendung der BRAVAISSchen Formel — sie ergibt hier, wie schon gesagt, $r = 0$ — nicht zulässig ist. Es empfiehlt sich deshalb immer in zweifelhaften Fällen, die den X -Klassen zugeordneten mittleren Y -Werte und die den Y -Klassen zugeordneten mittleren X -Werte zu berechnen. Dann wird sofort ersichtlich, welchen allgemeinen Charakter die Korrelation hat. In der Tabelle finden sich in der äußersten Kolonne rechts die mittleren X -Werte der 11 Y -Klassen eingetragen, und man sieht sofort, daß mit steigendem Werte der Y -Klassen bis zur 15 mm- Y -Klasse die zugeordneten mittleren Werte der X -Eigenschaft sinken (von 28 mm bis auf 24,14 mm), während sie bei fortschreitender Zunahme der Werte der Y -Klassen wieder, ganz symmetrisch zum vorhergehenden Fallen, ansteigen, bis zum maximalen Durchschnittswert von 28 mm. In der untersten Reihe der Tabelle sind die den Klassenwerten der X -Reihe zugeordneten durchschnittlichen Y -Werte eingetragen. Sie betragen alle 15, das ist der Mittelwert der Y -Reihe. Das heißt, die Variation der X -Eigenschaft hat in diesem Falle nicht den geringsten Einfluß auf die Variation der Y -Eigenschaft. Es fehlt jegliche korrelative Variabilität. Weshalb die Y -Werte der X -Klassen immer 15 mm, den Durchschnittswert des Y -Merkmals, betragen, ist aus der Tabelle deutlich ersichtlich. Die Frequenzen oberhalb und unterhalb des horizontalen Schenkels des Null-Kreuzes sind ganz symmetrisch verteilt. Jeder $+$ -Frequenz steht eine gleich große $-$ -Frequenz gegenüber. Diese Frequenzen heben sich also gegenseitig auf. Es bleibt nur die mittlere Reihe von Frequenzen übrig, im horizontalen Schenkel des Null-Kreuzes. Hier haben aber alle Varianten ausnahmslos den Y -Wert von 15 mm.

Mancher wird sich mit diesem Verfahren nicht begnügen, sondern noch zur graphischen Darstellung der Korrelationslinie nach der oben gegebenen Vorschrift schreiten.

Wenn wir die X -Klassen auf der Abszisse markieren und die ihnen zugeordneten Mittelwerte der Y -Eigenschaften auf den Ordinaten abtragen, so erhalten wir eine der Abszisse exakt parallel verlaufende Korrelationslinie (der Ausdruck fehlender Korrelation), denn es sind alle Y -Werte gleich groß, sie betragen alle 15 mm. Alle Ordinaten sind demgemäß gleich lang und ihre durch die Korrelationslinie verbundenen Endpunkte gleich weit von der Abszisse entfernt.

Betrachten wir hingegen die Y-Eigenschaft als die supponierte, deren Klassen wir auf der Abszisse markieren und errichten wir für die zugehörigen mittleren X-Werte die entsprechenden Ordinaten, wie das in der nachstehenden Figur 104 geschehen ist, so erhalten wir eine V-förmig geknickte Korrelationslinie. Die erste halbe Strecke der Linie gibt durch die Verlaufsrichtung ziemlich geradlinige negative, die zweite halbe Strecke ziemlich geradlinige positive Korrelation an.

Als empirisch gewonnenes Beispiel einer im ganzen Verlaufe der beiden Variationsreihen (derjenigen der X- und derjenigen der Y-Eigenschaft) herr-

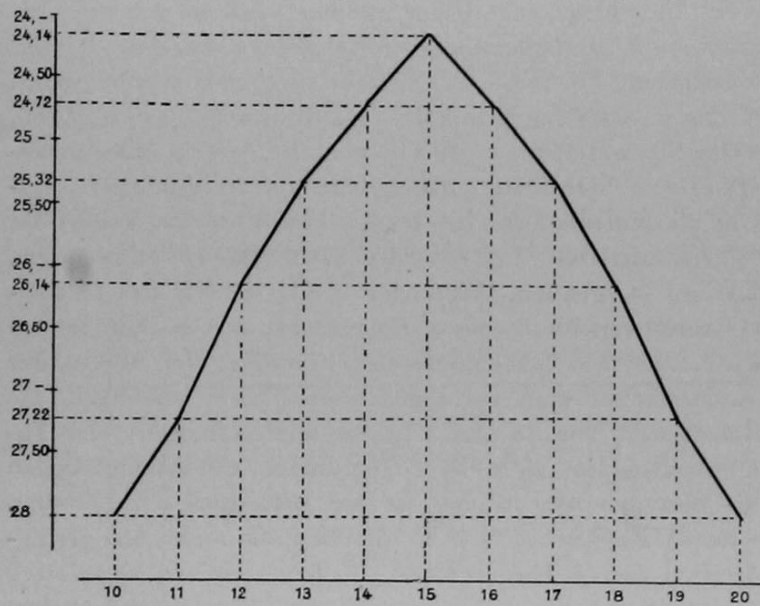


Fig. 104.

Halb negative, halb positive Korrelation. Erklärung im Text.

schenden ziemlich geradlinigen positiven Korrelation wählen wir die in der Tabelle Seite 382 dargestellte Korrelation zwischen der Länge des Endblättchens und derjenigen des linken Seitenblättchens bei einer Population von 2500 Kleeblättern.

In der zweitletzten Kolonne rechts sind die Grenzen der Variantenklassen der Y-Reihe in mm angegeben und in der äußersten Kolonne rechts die den Klassenmitten

der Y-Reihe zugeordneten mittleren Werte der X-Eigenschaft in mm. Der Vergleich beider Zahlenreihen ergibt sofort, daß die X-Werte kontinuierlich und recht gleichmäßig mit den Werten der Klassenmitten der Y-Eigenschaften steigen: durchgehends ziemlich geradlinige, positive Korrelation.

Dasselbe können wir konstatieren, wenn wir die beiden untersten Zahlenreihen der Tabelle vergleichen, von denen die eine die Grenzwerte der X-Klassen und die andere die zugeordneten durchschnittlichen Werte der Y-Eigenschaft enthält.

Wir wollen hier auf die Konstruktion der Korrelationslinie verzichten.

LIII. Galtons graphische Methode.

Ein besseres Verfahren zur graphischen Darstellung der Korrelation ist die GALTONSche graphische Methode, welche auch zu einer leidlich genauen Berechnung des Korrelationskoeffizienten verwendet werden kann. Wir wollen das Ver-

fahren an der Hand des Beispiels der Korrelation zwischen Körnergewicht und prozentischem Fettgehalt beim Beseler Hafer nach den Untersuchungen von KRARUP erläutern. Tabelle Seite 384.

Wir ziehen, wie die Figur 105 zeigt, eine horizontale Linie $X-X$. Diese sei die Abszissenachse. Eine zweite Linie $Y-Y$, die Ordinatenachse, kreuzt die Abszissenachse rechtwinklig. Die Abszissenachse benutzen wir, um auf ihr die Klassenmitten der Variationsreihe der X -Eigenschaft (des

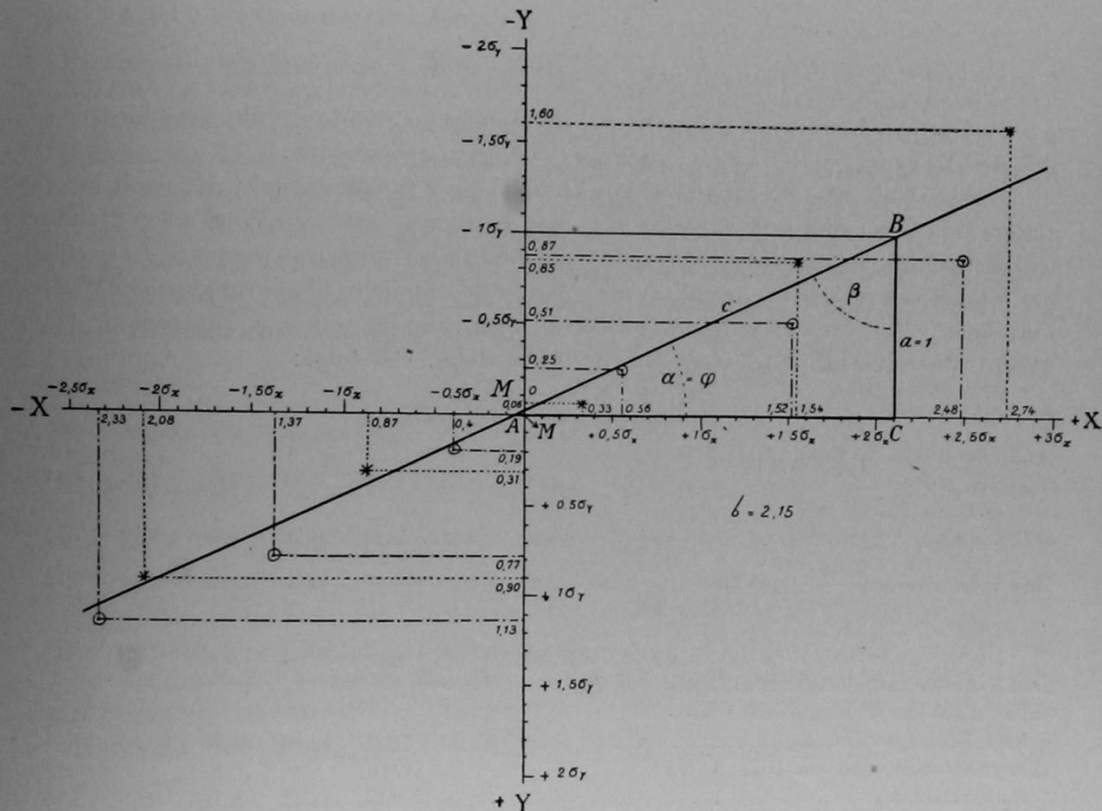


Fig. 105.

Graphische Darstellung (nach GALTON'S Methode) der (negativen) Korrelation zwischen Körnergewicht und prozentischem Fettgehalt der Körner beim Beseler Hafer. Ausführliche Erklärung im Text.

prozentischen Fettgehaltes) einzutragen. Auf der Ordinatenachse markieren wir die den X -Klassenmitten zugeordneten Werte der Y -Eigenschaft (des Körnergewichtes). Der Kreuzungspunkt, in dem sich die beiden Achsen schneiden, bezeichne den Mittelwert M sowohl für die (supponierte) X -Eigenschaft (M_x), als für die (relative) Y -Eigenschaft (M_y). An diesem Punkte ist selbstverständlich die Abweichung a von $M_x = 0$ und ist auch die Abweichung a von $M_y = 0$, denn das liegt im Wesen des Mittelwertes.

Auf der Abszissenachse trage ich, wie in den Korrelationstabellen, die —-Abweichungen links und die +-Abweichungen rechts ein; auf der Ordinatenachse die —-Abweichungen oben, die +-Abweichungen unten vom 0-Punkt.

Wir benutzen aber nun nicht die absoluten Werte der X - und Y -Eigenschaften, die ja nicht vergleichbar sind (prozentischer Fettgehalt und Körnergewicht in Milligrammen!) zur Eintragung auf den entsprechenden Achsen, sondern direkt vergleichbare, relative Werte. Als solche wählen wir, wie schon früher bei der Konstruktion von Variationskurven, die Abweichungen der X - und Y -Varianten von M in Standardabweichungseinheiten $\left(\frac{a_x}{\sigma_x}$ und $\frac{a_y}{\sigma_y}\right)$ ausgedrückt. Die Werte, die man so erhält, sind die Standardabweichungswerte der betreffenden a_x und a_y , die verschiedenen Abänderungsindizes, wie sie auch genannt werden.

Wir teilen also die Abszisse, ausgehend vom Kreuzungspunkt M , nach links und rechts in gleich große Strecken ein, von denen eine jede den Wert einer Standardabweichung repräsentiert. Die Längeneinheit teilen wir selbst wieder in 10 Grade ein, von denen also jeder den Wert $0,1 \sigma$ hat. Die nämliche Skala im gleichen Maßstab bringe ich an der Ordinatenachse an und schreite nun zur Eintragung der Werte, die ich vorher tabellarisch zusammenstelle, wie folgt:

Tabelle der X -Reihe.

Klassenmitten der X -Eigenschaft. Fettgehalt, prozentisch	4,75	5,25	5,75	6,25	6,75	7,25	7,75	8,25
Ihre α -Abweichungen von M_x								
$M_x = 6,46\%$	-1,71	-1,21	-0,71	-0,21	+0,29	+0,79	+1,29	+1,79
Ihre Standardwerte $\frac{a_x}{\sigma_x}$. ($\sigma_x = 0,52\%$)	-3,29	-2,33	-1,37	-0,40	+0,56	+1,52	+2,48	+3,44

Tabelle der zugeordneten Werte der Y -Reihe.

Den X -Klassenmitten zugeordnete mittlere Werte der Y -Eigenschaft. Mittleres Körnergewicht, mg	42,5	45,80	44,30	41,90	40,10	39,00	37,50	37,50
Ihre α -Abweichungen von M_y .								
$M_y = 41,12$ mg	+1,38	+4,68	+3,18	+0,78	-1,02	-2,12	-3,62	-3,62
Die Standardwerte $\frac{a_y}{\sigma_y}$. ($\sigma_y = 4,15$ mg)	+0,33	+1,13	+0,77	+0,19	-0,25	-0,51	-0,87	-0,87

Ein Blick auf die Tabelle Seite 384 zeigt, daß die erste und letzte Klasse nur durch je ein Individuum vertreten ist, so daß es erlaubt ist, sie nicht zu berücksichtigen.

Nun markieren wir die gewonnenen Standardwerte $\left(\frac{a_x}{\sigma_x}\right)$ der X -Klassen auf der Abszissenskala, die —-Werte links, die +-Werte rechts.

Und wir markieren die den Standardwerten der X -Klassen zugeordneten Standardwerte $\left(\frac{a_y}{\sigma_y}\right)$ der Y -Abweichungen auf der Ordinatenkala, die positiven unten, die negativen oben. Beides ist auf unserer Figur 105 geschehen.

Die Punkte, die wir auf der Abszissenskala markiert haben, nennen wir die X-Punkte, diejenigen auf der Ordinatenachse die Y-Punkte. Jedem X-Punkt ist ein Y-Punkt zugeordnet und zwar ist — da wir es mit negativer Korrelation zu tun haben — jedem —-Punkt X ein +-Punkt Y und jedem +-Punkt X ein —-Punkt Y zugeordnet.

Auf jedem —-Punkt X errichte ich eine senkrechte, punktierte Linie nach unten und auf jedem +-Punkt Y eine horizontale, punktierte Linie nach links. Auf jedem +-Punkt X errichte ich eine senkrechte Linie nach oben und auf jedem —-Punkt Y eine wagrechte nach rechts. Die Punkte, in denen sich die senkrechten, punktierten Linien mit den ihnen zugeordneten horizontalen schneiden, sind die Korrelationspunkte, für Fettgehalt als X- und Körnergewicht als Y-Eigenschaft. Sie sind in unserer Figur in kleinen Kreisen \bigcirc eingeschlossen. Würden wir diese Punkte miteinander verbinden, so erhielten wir eine an 4 Stellen etwas geknickte Korrelationslinie.

Nun nehmen wir die ganze Operation noch einmal vor. Aber wir behandeln jetzt das Körnergewicht als supponierte oder X-Eigenschaft und den Fettgehalt als relative oder Y-Eigenschaft. Zunächst die tabellarische Zusammenstellung der Werte:

Tabelle der X-Reihe.

Klassenmitten der X-Eigenschaft. Körnergewicht						
in mg	32,5	37,5	42,5	47,5	52,5	57,5
Ihre α -Abweichungen (α_x) von M_x . ($M_x = 41,12$ mg)	-8,62	-3,62	+1,38	+6,38	+11,38	+16,38
Die Standardwerte $\frac{\alpha_x}{\sigma_x}$ dieser Abweichungen. ($\sigma_x = 4,15$)	-2,08	-0,87	+0,33	+1,54	+2,74	+3,95

Tabelle der Y-Reihe.

Den X-Klassenmitten zugeordnete mittlere Werte						
der Y-Eigenschaft. Fettgehalt prozentisch . .	6,93	6,62	6,43	6,02	5,63	5,75
Ihre α -Abweichungen (α_y) von M_y . ($M_y = 6,46\%$)	+0,47	+0,16	-0,03	-0,44	-0,83	-0,71
Standardwerte $\frac{\alpha_y}{\sigma_y}$. ($\sigma_y = 0,52$)	+0,90	+0,31	-0,06	-0,85	-1,60	-1,37

Wir vernachlässigen die letzte Variantenklasse, da sie nur durch ein Exemplar vertreten ist.

Die gewonnenen Standardwerte der Abweichungen α vom Mittel tragen wir genau in der gleichen Weise — die $\frac{\alpha_x}{\sigma_x}$ -Werte auf der Abszissenachse, die $\frac{\alpha_y}{\sigma_y}$ -Werte auf der Ordinatenachse — ein, wie vorher, als wir den Fettgehalt als die supponierte Eigenschaft und das Körnergewicht als die relative behandelten. Wir ziehen genau in der nämlichen Weise auf den markierten X- und Y-Punkten der beiden Achsen die Vertikalen und Horizontalen und erhalten so eine neue Reihe von Korrelationspunkten, die in unserer Figur durch Sterne * bezeichnet sind.

Alle Korrelationspunkte, die man so erhält, wenn man jede Eigenschaft einmal als supponierte und dann nachher als relative behandelt, umstellen ein schmales

langgestrecktes Feld, das von rechts oben nach links unten hinabzieht, ein Zeichen negativer Korrelation.

Wir suchen nun der Länge nach durch dieses Feld eine gerade Linie zu ziehen, welche die Korrelationspunkte möglichst symmetrisch verteilt. Dieser Versuch ist in unserer Figur durchgeführt. Offenbar gibt die Richtung dieser Korrelationsgeraden recht genau den durchschnittlichen Verlauf der Korrelation an. Diese Richtung oder Neigung aber wird durch den Winkel angegeben — wir wollen ihn mit φ bezeichnen —, den die Korrelationsgerade mit der Abszissenachse bildet. Dieser Winkel (beziehungsweise die Steigung oder Neigung der Korrelationsgeraden) wird trigonometrisch durch die Tangensfunktion φ ausgedrückt, welche wiederum nichts anderes ist als das Maß der Korrelation, der Korrelationsindex r .

$$r = \operatorname{tg} \varphi.$$

Zur Erläuterung wollen wir uns des Satzes aus der Trigonometrie erinnern, daß die Tangente (Tangens, tg) eines Winkels im rechtwinkligen Dreieck das Verhältnis seiner Gegenkathete zu seiner Nebenkathete ist.

Für das nachstehende rechtwinklige Dreieck (Fig. 106) wäre somit $\operatorname{tg} a = \frac{a}{b}$.

Der Winkel a ist gleich groß gezeichnet wie der Winkel φ in unserer Korrelations-

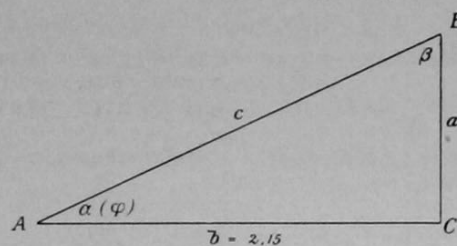


Fig. 106.

Erklärung im Text.

figur, in welche übrigens das nämliche Dreieck eingezeichnet ist. Wenn a (die Gegenkathete) = 1 ist, so ist in diesem Dreieck b (die Nebenkathete) 2,15, also $\operatorname{tg} a$ (oder $\operatorname{tg} \varphi$) = $\frac{1}{2,15}$, und da $\operatorname{tg} \varphi$ gleichbedeutend mit r ist,

$$r = \frac{1}{2,15} = 0,465.$$

Was das Vorzeichen von r anbetrifft, so ist es negativ. Denn es ergibt sich ohne weiteres aus der Betrachtung der Korrelationsfigur, daß a und b entgegengesetzte Vorzeichen haben. r ist somit entweder gleich $\frac{-a}{+b}$ oder gleich $\frac{+a}{-b} = -0,465$.

Bei der Berechnung des Korrelationskoeffizienten zwischen Fettgehalt und Körnergewicht beim Beseler Hafer mittels der BRAVAISSchen Formel (Seite 385) hatten wir $r = -0,447$ erhalten.

Bei annähernd geradliniger Korrelation ist offenbar die Berechnung mittels der BRAVAISSchen Formel exakter als die mit der GALTONschen graphischen Methode. Der Grund ist leicht einzusehen. Bei der ersteren Berechnungsart üben alle Varianten gleichviel Einfluß auf die Bestimmung von r aus, während die GALTONsche Methode nur mit Mittelwerten operiert und jeder Mittelwert den gleichen

Einfluß hat, mag er in vielen oder wenigen Varianten vertreten sein. Beispielsweise übt der Mittelwert 6,25 % Fettgehalt, den 82 Varianten aufweisen, bei der GALTONSchen graphischen Methode nicht mehr Einfluß auf die Höhe des Korrelationskoeffizienten aus, als der Mittelwert 7,75 %, der sich nur bei 4 Varianten findet.

LIV. Jennings Methode der graphischen Darstellung der reziproken Korrelation.

Wir halten uns recht genau an JENNINGS eigene, musterhaft klare Erläuterung seiner Methode, die auch vorzüglich geeignet ist, Sinn und Bedeutung des Begriffes der Korrelation und der verschiedenen Werte des Korrelationskoeffizienten von $+1$ bis -1 zu illustrieren. Figur 107 zeigt nebeneinander aufgestellt 10 Paare konjugierender *Paramaecien*, die so ausgewählt sind, daß sie mit Bezug auf die Körpergröße deutliche, positive Korrelation zeigen. Wo das eine Glied eines Paares groß ist, da ist es auch das andere. Am rechten Ende der von links

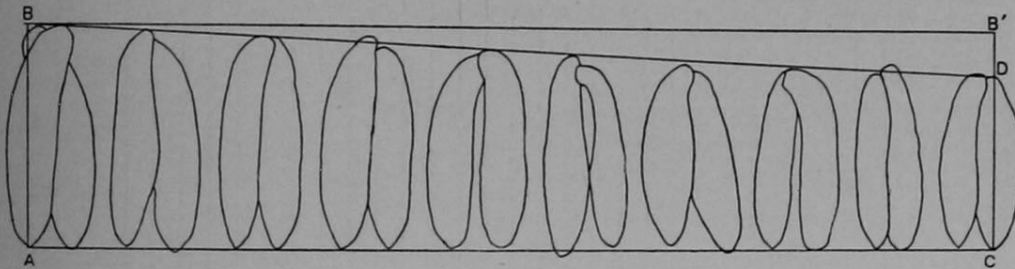


Fig. 107.

10 ausgewählte konjugierende *Paramaecium*-Paare aus einer Kultur von *P. aurelia*, welche positive Korrelation mit Bezug auf die Körpergröße zeigen. Es sind große Individuen mit großen, kleine mit kleinen gepaart. Die 10 Paare sind in absteigender Größe von links nach rechts in Reihe und Glied auf einer horizontalen Linie AC angeordnet. Die Linie $B-B_1$ ist der Linie AC parallel. Vergrößerung ca. 333fach. Nach JENNINGS 1911.

nach rechts absteigenden Reihe sind beide Paarlinge am kleinsten. Wenn wir also die Paare aufs Geratewohl nach der Größe bloß des einen Paarlings auswählen, so haben wir damit auch einen annähernd gleich großen zweiten Paarling gefunden.

Wenn bei allen in der Größe variierenden Paaren die beiden Glieder eines jeden Paares genau gleich lang wären ($1:1$), dann wäre die Korrelation eine absolut vollkommene, und der Korrelationskoeffizient wäre gleich $+1$. Welchen Sinn hat es aber, wenn der Biometriker behauptet, daß bei dieser *Paramaecium*-kultur der Korrelationskoeffizient 0,398, bei jener anderen 0,507 ist? Die Fig. 108 wird die Beantwortung dieser Frage erleichtern. Aus der beigefügten (nicht symmetrischen) Korrelationstabelle I (LIV), S. 411 sind die Längen der Paarlinge von 180 *Paramaecien*paaren aus einer Probe einer gewissen JENNINGSSchen Kultur von *Paramaecium* ersichtlich. Die Klassen sind 4 μ -Klassen ($1 \mu = \text{mikron} = \text{Mikromillimeter} = 0,001 \text{ mm}$). Die 37-Klasse, die niederste, ist also die 148 μ -Klasse, die 65-Klasse, die höchste, ist die 260 μ -Klasse usw. Die 180 Paare ver-

teilen sich, wie man sieht, auf 29 Klassen (von der 37-Klasse bis zur 65-Klasse). Wir können nun (Fig. 108) die Längen dieser 29 Klassen in Form von Ordinaten nebeneinander gruppieren, wie in Fig. 107 die 10 *Paramaecium*-paare nach ihrer

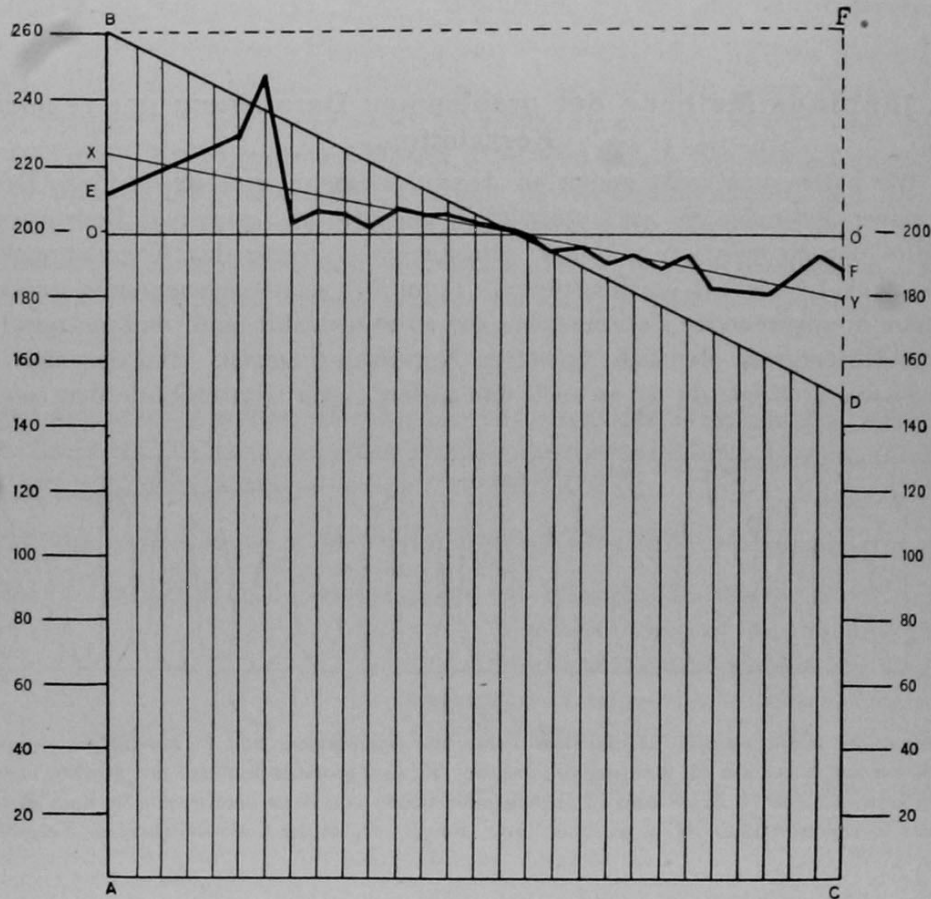


Fig. 108.

Diagramm zur graphischen Darstellung der Korrelation in der Größe zwischen den Gliedern von 180 *Paramaecium*-Paaren (siehe Text). Die Ordinaten (senkrechten Linien) stellen die Länge der Individuen der verschiedenen Längenklassen dar, von 260 μ (links, A—B Ordinate) bis zu 148 μ (rechts, C—D Ordinate). Es sind 29 Klassen. Klassenspielraum 4 μ . Die oberen Enden dieser 29 Klassenordinaten verbindet die schiefe Linie B—D. Der Abstand der Linie O—O¹ von der Abszisse A—C entspricht dem Mittelwert (Durchschnittslänge) der ganzen Population, während der Abstand der Abszisse von der gebrochenen Linie E—F dem Mittelwert der zu jeder Längenkasse von Vorgliedern gehörenden Nachgliedern der konjugierten Paare entspricht. Die allgemeine Richtung, das allgemeine Gefälle, dieser gebrochenen Linie kommt in der geraden Linie X—Y zum Ausdruck. Diese Linie ist die Korrelations- oder Regressionslinie. Das Verhältnis, in welchem die Linie O—X zu der Linie O—B steht, die letztere Strecke als Einheit genommen, ist der Korrelationskoeffizient. Nach JENNINGS 1911.

Länge nebeneinandergestellt sind. Wir beginnen mit der größten Klassenlänge (Ordinate A—B) und gehen nach rechts sukzessive zu den kleineren über. Ganz rechts steht dann die kürzeste Ordinate C—D (für die 148 μ -Klasse). Verbinde ich nun die oberen Endpunkte der 29 auf der Abszisse A—C errichteten Ordi-

naten, so erhalte ich die geneigte, gerade Linie $B-D$. Der Mittelwert für die ganze Population liegt fast ganz exakt bei 200 μ . Dieser Mittelwert ist durch die horizontale Linie $O-O'$ angegeben. Bezeichne ich das erste Individuum eines Konjugantenpaares, das ich messe, als „Vorglied“ („principal“ JENNINGS), so kann ich den zweiten Paarling „Nachglied“ nennen. Nehmen wir nun an, wir messen die Länge aller Nachglieder einer jeden Vorgliederklasse und berechnen die mittlere Länge für alle Nachglieder einer jeden Klasse. Wenn absolute Korrelation herrschen würde, so würde jedes Nachglied gleich lang sein wie sein Vorglied. Der Mittelwert der Nachglieder einer Vorgliederklasse würde mit dem Klassenwert zusammenfallen und alle diese Einzelwerte und Mittelwerte würden in die Linie $B-D$ fallen. Tatsächlich aber sind die Nachglieder nicht gleich lang wie die mit ihnen konjugierten Vorglieder. So z. B. haben die beiden *Paramaecium*individuen unserer Konjugantenpopulation, welche die Länge von 160 μ haben (also der 40 Y-Klasse angehören, siehe die Tabelle I [LIV]), verschieden

Tabelle I (LIV)

4 μ -Klassen.

	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	
37							1																			1
38								1																		1
39																										0
40	1								1																	2
41					1		1		1																	3
42					1	1																				2
43						1		2		1																4
44				1	1	1	2	2	2		1															10
45					1	4	3	2	1	2		3	1		2											19
46						1	1	4	1	1	1		1					1								11
47							1	2	5	2	3	2	2		1	1	1									20
48								3	2	6	1	3	1	1	1	1	1									20
49										5	5	3	4	2	2			1								22
50										2	6	5	4	3	2											22
51											4	4	7		1		1									17
52												2	2	3	2	1		1				1				12
53													1	3	2	1									1	8
54														1	2											3
55																		1								1
56																					1					0
57																										1
58																						1				0
59																							1			1
	1	0	0	1	4	8	9	16	13	19	21	22	23	12	14	6	3	4	0	0	1	2	0	0	1	

X-Reihe der Vorglieder.

Y-Reihe der Nachglieder.

lange Paarlinge. Das eine Exemplar ist mit einem 164 μ langen Exemplar, das andere mit einem Paarling von 196 μ konjugiert. Die mittlere Länge dieser Paar-

länge ist also $\frac{164 + 196}{2} = 180 \mu$. In dieser Weise berechnen wir die mittlere Länge der Nachglieder für jede Längenkategorie der Vorglieder. Dabei erhalten wir die in nachstehender Tabelle II (LIV) verzeichneten Ergebnisse.

Tabelle II (LIV).

Mittlere Längen (in Mikromillimetern) der Nachglieder aller Vorgliederlängenkategorien (Klassenspielfeldraum 4μ) bei den 180 Konjugantenpaaren der im Texte besprochenen Population von *Paramaecium*.

Zahl der Paare	Länge der Vorglieder	Durchschnittliche Länge der Nachglieder
1	148	188,0
1	152	192,0
—	156	—
2	160	180,0
4	164	181,0
2	168	182,0
4	172	192,0
11	176	188,4
23	180	192,3
19	184	190,0
29	188	194,9
36	192	194,2
35	196	198,9
41	200	200,6
38	204	202,4
34	208	204,2
31	212	205,0
15	216	207,5
15	220	201,6
6	224	205,3
4	228	206,0
4	232	202,0
1	236	248,0
1	240	228,0
—	244	—
2	248	222,0
—	252	—
—	256	—
1	260	212,0

Aus dieser Tabelle geht hervor, daß die mittlere Länge der Nachglieder im großen und ganzen mit der Länge der Vorglieder zunimmt (freilich nicht in demselben Maße). Größere Vorglieder haben im allgemeinen auch größere Nachglieder zu Paarlingen.

Wenn wir die durchschnittlichen Längen der Nachglieder in unserem Diagramm Fig. 108 S. 410 auf den Ordinaten der zugeordneten Vorgliederkategorien abgrenzen und die so gewonnenen oberen Endpunkte durch gerade Linien verbinden, so erhalten wir die im Diagramm durch besondere Dicke hervorgehobene unregelmäßige Zickzacklinie *E—F*. Der Verlauf dieser Linie zeigt, daß die klei-

neren *Paramaecium*individuen, auf der $C-D$ -Seite, Paarlinge haben, welche größer sind, als sie selbst, während für die größeren Individuen auf der $A-B$ -Seite das Gegenteil gilt und die mittelgroßen Individuen mit solchen von ungefähr gleicher Größe zu konjugieren pflegen.

Im ganzen aber ist ersichtlich, daß die Zickzacklinie $E-F$ in derselben Richtung geneigt ist, wie $B-D$, nur weniger stark. Die großen Individuen auf der linken Seite des Diagramms haben größere Ekehälften als die kleineren auf der rechten. Das bedeutet eben, daß ein gewisser Grad von Korrelation zwischen der Größe der beiden Glieder der konjugierten Paare vorkommt. Um zu zeigen, wie hoch dieser Grad ist, zeichnen wir die gerade Linie $X-Y$, welche die allgemeine Neigung, das allgemeine durchschnittliche Gefälle der Zickzacklinie $E-F$ möglichst „objektiv“ zum Ausdruck bringen soll, indem wir letztere möglichst gerecht ebnen, glätten. (Tatsächlich haben wir die Linie $X-Y$ auf Grund noch zuverlässigerer Bestimmungen konstruiert, indem wir nämlich den Korrelationskoeffizienten vermittelst der BRAVAISSchen Formel bestimmt haben, wobei die Frequenz der einzelnen Klassen in angemessener Weise zur Geltung kommt. Wie wir den Korrelationskoeffizienten zur Konstruktion der Linie $X-Y$ benutzen können, werden wir sofort erfahren.)

Die Linie $X-Y$ gibt annäherungsweise den Verlauf an, den die Linie $E-F$ zeigen würde, wenn eine unendlich große Anzahl von *Paramaecium*paaren, anstatt bloß 180, beobachtet und gemessen worden wären. Der Verlauf der Zickzacklinie $E-F$, welche auf Grund einer sehr beschränkten Statistik konstruiert worden ist, ist in dieser Beziehung außerordentlich lehrreich. Wir sehen, daß sie die größten Unebenheiten, die größten Auszackungen nach oben und nach unten in ihren beiden Endstrecken, bei den besonders großen und den besonders kleinen *Paramaecien*, aufweist. Das rührt ganz offenbar daher, daß hier die Klassenfrequenzen sehr gering sind und deshalb der Zufall eine sehr große Rolle spielt. In der Mitte, bei den mittelgroßen *Paramaecien*, nimmt die Linie $E-F$ einen viel geradlinigeren Verlauf. Das kommt daher, daß hier die Klassenfrequenz die größte ist und — wir haben ja die Durchschnittsgröße aller Nachglieder der Paare einer Klasse zur Bestimmung des oberen Endpunktes der Klassenordinate verwendet — infolgedessen zufällige extreme Größen nach der Plus- oder Minusrichtung hin ausgeglichen worden sind. Es ist deshalb auch einleuchtend, daß wir zur Bestimmung des Verlaufes der ausgeglichenen theoretischen Linie $X-Y$ nicht auf alle Strecken der empirischen Linie $E-F$ gleiches Gewicht legen dürfen, sondern das größte Gewicht auf die mittlere Strecke, die Strecke der größten Erfahrung, und das kleinste Gewicht auf die Endstrecken, die Strecken der geringsten Erfahrung. Dies kommt tatsächlich bei der von uns konstruierten Linie $X-Y$ zum deutlichen Ausdruck. Hätten wir in unseren extremen Klassen anstatt bloß 1–10 Varianten (Nachglieder der Paare) deren 30 oder 40 in jeder Klasse zur Verfügung, wobei ihre mittlere Länge maßgebend wäre, so würden die auffälligen Zacken nach oben und unten verschwinden, sie würden sich immer mehr gegen die theoretische Richtlinie $X-Y$ zurückziehen.

Es ist nun offenbar die theoretische Linie $X-Y$, welche in ihrer Richtung den Grad der Korrelation angibt. Sie steigt dort über die den Mittelwert der ganzen Population angegebende horizontale Linie $O-O^1$ in die Höhe, wo auch $B-D$ sich über dieselbe erhebt. Sie steigt dort unter sie hinunter, wo sich auch $B-D$ unter $O-O^1$ hinuntersenkt. Die Linie $X-Y$ steigt oder fällt also nach derselben Richtung wie die Linie $B-D$, aber in geringerem Grade. Würde sie nicht in diesem Sinne schräg verlaufen, sondern horizontal, d. h. mit $O-O^1$

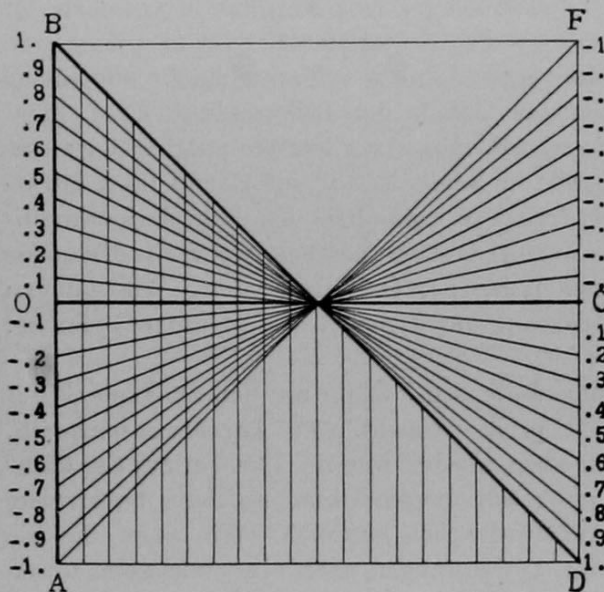


Fig. 109.

Diagramm zur Illustration des Sinnes verschiedener Korrelationskoeffizienten: 21 Korrelationskoeffizienten von $+1$ inkl. bis -1 inkl. Dieses Diagramm ist mit dem oberen Teil der Fig. 108 zu vergleichen. Die Linie $O-O$ bezeichnet die mittlere Länge der ganzen Population. Die Linie $B-D$ gibt vollkommene, positive Korrelation ($+1$), die Linie $A-F$ vollkommene, negative Korrelation (-1) an. Die Korrelationskoeffizienten, die durch die verschiedenen schiefen Linien dargestellt werden, können rechts und links abgelesen werden: von 0 bis $+1$ die 9 Koeffizienten $+0,1, +0,2, +0,3$ usw.; von 0 bis -1 die 9 Koeffizienten $-0,1, -0,2, -0,3$ usw. bis $0,9$.

Nach JENNINGS 1911.

und wir können sie in Zehntelgrade oder in Hundertstel oder in Tausendstel einteilen, von 0 bis 1 . Der Punkt, wo die Linie $X-Y$ diese Strecken erreicht, gibt den Korrelationskoeffizienten für die Länge der Paarlinge unserer Population von 180 Paaren konjugierender Paramaecien an. Haben wir die Strecken $O-B$ und O^1-D in 10 Grade eingeteilt, so sehen wir, daß die Punkte X und Y der Korrelationslinie $X-Y$ fast ganz genau 4 Grade von den O -Punkten entfernt sind. Das heißt, der Korrelationskoeffizient ist annähernd $= 0,4$. Eine Korre-

zusammenfallen, so wäre offenbar keine Korrelation vorhanden, der Korrelationskoeffizient wäre gleich Null ($r = 0$). Denn die horizontale Linie würde angeben, daß die kleinen und die großen *Paramaecium*individuen sich unterschiedslos mit Individuen aller Größenklassen paaren, daß ihre Nachglieder die Durchschnittsgröße der Population haben. Wenn aber andererseits die Linie $X-Y$ nicht nur nach derselben Richtung geneigt wäre, wie die Linie $B-D$, sondern auch genau gleich stark geneigt, wie diese Linie, mit der sie dann also zusammenfielen, was der Fall sein würde, wenn die Vorglieder der Paare immer gleich lang wie ihre Nachglieder wären, so wäre offenbar die Korrelation vollkommen und der Korrelationskoeffizient gleich eins ($r = 1$). Die Strecke $O-B$ oder die Strecke O^1-D können wir also als die Korrelationskoeffizientenstrecke $= 1$ bezeichnen

lation ist also vorhanden, sie ist aber nur $\frac{4}{10}$ vollkommen. Wir haben ein Mittel gefunden, dadurch, daß wir die empirische Linie $E-F$ zu einer geraden Linie korrigierten, für deren Verlauf die mittlere Strecke, die Strecke der größten Erfahrung, in erster Linie maßgebend ist, auf graphischem Wege den Korrelationskoeffizienten zahlenmäßig approximativ zu bestimmen. Die Berechnung mittels der BRAVAISSchen Formel ergibt $r = 0,398$. Würde X auf den Mittelpunkt der Linie $O-B$ fallen, so wäre der Korrelationskoeffizient 0,5; würde der Punkt X von O neun Grade entfernt sein, so wäre der Korrelationskoeffizient $= 0,9$.

Es ist nun klar, daß wir die empirische Linie $E-F$ gar nicht zu konstruieren brauchen, wenn wir den Korrelationskoeffizienten arithmetisch exakt mittels BRAVAIS' Formel berechnen. Wir brauchen dann nur auf der Skala $O-B$ den Punkt X zu markieren, welcher dem Abstand 0,398 vom Punkte O entspricht, dann können wir sofort die theoretische Korrelationslinie $X-Y$ konstruieren.

Das Diagramm Figur 108 kann auch dazu benutzt werden, um die negative Korrelation zu demonstrieren. Wenn die Linie $X-Y$ in der entgegengesetzten Richtung der Linie $B-D$ geneigt wäre, indem sie da von $O-O^1$ hinuntersteigen würde, wo $B-D$ über sie emporsteigt (siehe Fig. 109), so würde das natürlich bedeuten, daß, je größer das Vorglied eines Paares ist, um so kleiner durchschnittlich sein Paarling, das Nachglied. Das wäre eben negative Korrelation. Absolut negative Korrelation ($r = -1$) wäre dann vorhanden, wenn der Punkt X zehn Grade unterhalb des O -Punktes liegen würde. Der Korrelationskoeffizient wäre $-0,45$, wenn sich der X -Punkt vierundeinhalb Grade unterhalb O befinden würde usw.

Der Leser hat nun schon eingesehen, daß es, um den Grad einer annähernd geradlinigen Korrelation graphisch zu demonstrieren, nicht nötig ist, ein Diagramm, wie dasjenige der Fig. 108, S. 410, mit allen Einzelheiten, allen Klassenordinaten usw. zu konstruieren. Es genügt die Berechnung des Korrelationskoeffizienten und die darauf basierende Bestimmung des X -Punktes auf der Ordinatenkala. Fig. 109 gibt hierfür ein Schema, das sich von selbst erklärt. In diesem Dia-

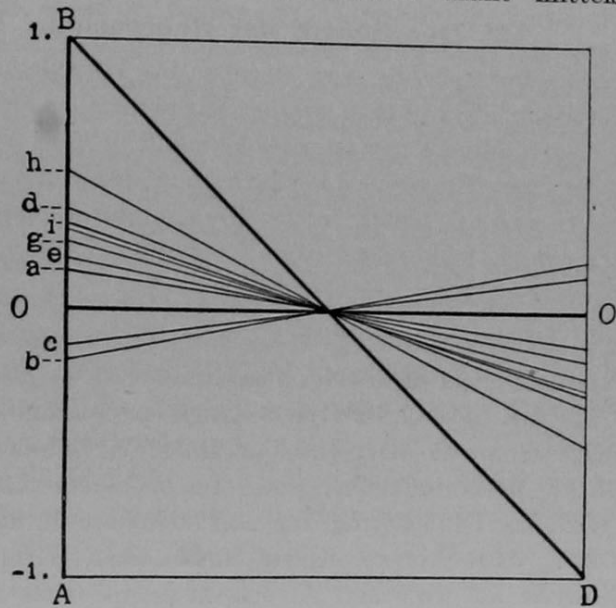


Fig. 110.

Diagramm zur Illustration der Korrelationskoeffizienten für die Körperlänge konjugierender Paarlinge von Proben von 11 verschiedenen reinen Linien von *Paramaecium*. Dieses Diagramm erklärt sich aus den Diagrammen Fig. 108 und Fig. 109. Nach JENNINGS 1911.

gramm sind 21 Korrelationskoeffizienten von $+1$ bis -1 graphisch dargestellt, die Korrelationskoeffizienten $+1$ (durch die Diagonale $B-D$) $+0,9$, $+0,8$, $+0,7$ usw. bis 0 . $O-O$ ist die Korrelationslinie bei fehlender Korrelation. Sodann folgen die Korrelationslinien für die Koeffizienten $-0,1$, $-0,2$, $-0,3$ usw. bis -1 . Die Diagonale $A-F$ ist die Korrelationslinie für absolute, negative Korrelation. Wir reproduzieren noch aus JENNINGS Abhandlung ein Diagramm (Fig. 110), welches den verschiedenen Grad der Korrelation für die Körperlänge konjugierender Paarlinge von Proben (Populationen) von 11 verschiedenen reinen Linien von *Paramaecium*, a bis i , durch Korrelationslinien darstellt. Wie man sieht, ist die Korrelation bei den reinen Linien c und b in geringem Maße negativ.

LV. Der Begriff der Regression. Bestimmung derselben.

Man möchte gern darüber ins klare kommen, um wieviel, bei vorhandener Korrelation in der Variabilität, sich der Wert eines relativen Merkmals regelmäßig verändert, wenn das supponierte Merkmal sich um die gewählte Maßeinheit modifiziert, oder, in der Sprache der Biometriker, man möchte wissen, wie groß die Regression R der relativen Eigenschaft Y auf die supponierte X ist $\left(R_{\frac{y}{x}}\right)$.

Zur Erläuterung dieser Frage ist es am zweckmäßigsten, von einem Falle vollkommener Korrelation positiver oder negativer Art auszugehen.

Bei unserer fiktiven Schlangenspopulation (S. 372) haben wir als supponierte Eigenschaft die Wirbelzahl gewählt. Wir teilten die Population von 1000 Schlangen in 11 Variantenklassen ein. Die niederste Klasse enthielt die Varianten, deren Wirbelzahl 125 betrug, die nächst höhere enthielt die Varianten mit 126 Wirbel usw. Jede höhere Klasse hatte einen Wirbel mehr. Die Untersuchung der Korrelation zwischen Wirbelzahl (supponierte Eigenschaft) und Zahl der Bauchschilder (relative Eigenschaft) ergab vollkommene positive Korrelation in dem Sinne, daß konstant, ausnahmslos bei allen Individuen, dann, wenn die Zahl der Wirbel um eine Einheit zunimmt, auch die Zahl der Bauchschilder um eine Einheit vermehrt erscheint. Der Zunahme der X -Eigenschaft um eine Klasseneinheit entspricht vollkommen eine Zunahme der Y -Eigenschaft um eine Klasseneinheit. In unserem Falle deckt sich die Klassifikation der einer Eigenschaft mit der der anderen. Das Verhältnis, die Regression R , ist $+1 : +1 = +1$ Bauchschild.

Bei vollkommener negativer Korrelation, bei der die relative Eigenschaft konstant in dem gleichen Maße abnimmt, in welchem die supponierte wächst, untersuchen wir, um wieder an ein fiktives Beispiel anzuknüpfen, um wieviel mm die rechte Kieme regelmäßig verkürzt erscheint, wenn die linke in einer höheren Variantenklasse um einen mm länger geworden ist (S. 379). Auch hier handelt es sich bei beiden Variationsreihen um dasselbe Merkmal, die Länge, und die Klassenspielflächen sind bei beiden gleich groß (1 mm) angenommen. Wir haben konstatiert, daß bei jeder höheren Klasse von X -Varianten, das heißt, wenn die Länge

der linken Kieme, wieder um einen Millimeter (+ 1 mm) zugenommen hat, die Länge der rechten Kieme bei allen den betreffenden Varianten um einen Millimeter verkürzt ist (−1 mm). Die Regression $R_{\frac{y}{x}}$ der Länge der rechten Kieme ist −1 mm für jeden Millimeter Verlängerung der linken.

Nehmen wir an, die supponierte Eigenschaft X bei irgendeiner Variantenpopulation sei die Länge in Millimetern und die relative Y das Gewicht in Milligrammen und wir hätten ermittelt, daß mit jeder Längenzunahme von X um 1 mm das Gewicht Y stets um 3 mg zunimmt, dann wäre die Regression von y auf x : $R_{\frac{y}{x}} = +3$ mg usw.

Haben wir es aber mit unvollkommener Korrelation zu tun, was in empirischen Populationen die Regel ist, so ist der Betrag der Regression nicht so ohne weiteres ersichtlich. Man kann dann zu dessen annähernder Ermittlung folgendes Verfahren einschlagen. Beispiel: Korrelation zwischen der Länge des Endblättchens (X -Eigenschaft) und derjenigen des linken Seitenblättchens (Y -Eigenschaft) bei einer Population von 2500 Kleeblättern. In der Tabelle S. 382 sind in der letzten Reihe unten die den X -Klassen zugeordneten mittleren Werte der Y -Eigenschaft verzeichnet. Ich rechne nun aus, um wieviel Millimeter jeder höhere zugeordnete Mittelwert größer ist als der nächst niedrigere. Der zweite Y -Mittelwert (13,00 mm) ist um 4,25 mm größer als der erste (8,75 mm), der dritte (17,56 mm) ist um 4,56 mm größer als der zweite (13,00 mm) usw. So berechne ich alle 11 Differenzen der Mittelwerte, zähle sie zusammen und dividiere die Summe durch 11. So erhalte ich die durchschnittliche Differenz der Y -Mittelwerte, den Betrag in Millimetern, um den die den X -Klassen zugeordneten Y -Mittelwerte durchschnittlich zunehmen. Diese durchschnittliche Differenz der Y -Mittelwerte gibt offenbar die Regression der Y -Eigenschaft auf die X -Eigenschaft an. Wir wollen sie ausrechnen. Die 11 Differenzen der Y -Mittelwerte sind in Millimetern 4,25 + 4,56 + 4,50 + 4,99 + 4,84 + 4,42 + 4,69 + 4,29 + 4,53 + 4,74 + 6,27. Ihre Summe beträgt 52,08. Dividieren wir diese Summe mit 11, so erhalten wir für die durchschnittliche Differenz der den X -Klassen zugeordneten Y -Mittelwerte den Betrag von +4,7345 mm. $R_{\frac{y}{x}}$ ist = +4,7345 mm. — Wir können den Wert von $R_{\frac{y}{x}}$ auch in Y -Klasseneinheiten ausdrücken. Der Spielraum der Y -Klassen ist 5 mm. Also ist $R_{\frac{y}{x}}$ in Y -Klasseneinheiten ausgedrückt = $\frac{4,7345}{5} = 0,9627$ Y -Klasseneinheit.

Wir wollen in derselben Weise die Regression als durchschnittliche Differenz der den X -Klassen zugeordneten mittleren Y -Werte für die Korrelation zwischen Körnergewicht und Fettgehalt beim Beseler Hafer berechnen. Siehe die Tabelle S. 384.

Die 5 Differenzen (wir vernachlässigen den ersten und den letzten Mittelwert) sind in Milligrammen: −1,5, −2,4, −1,8, −1,1 −1,5. Ihre Summe beträgt −8,3 mg. Die durchschnittliche Differenz, d. h. die Regression $R_{\frac{y}{x}}$ ist somit =

$\frac{-8,3}{5} = -1,66$ mg. Das heißt: mit jeder Zunahme der X-Eigenschaft (des prozentischen Fettgehaltes) um einen Klassenspielraum als Einheit (hier um 0,5 % Fettgehalt) nimmt das Körnergewicht durchschnittlich um 1,66 mg oder um 0,332 Körnergewicht-Klassenspielraum ab, also für jedes Prozent Fettgehalt um 3,32 mg.

Die Mangelhaftigkeit dieser Bestimmungsart liegt auf der Hand. Da die Mittelwerte die Grundlage der Berechnung bilden, so üben die Mittelwerte aus vereinzelt Varianten genau den gleichen Einfluß aus, wie die aus sehr zahlreichen Varianten berechneten Mittelwerte.

Wir sprachen immer von der Regression der relativen auf die supponierte Eigenschaft. Wir können ebensogut die Regression der supponierten auf die relative berechnen, indem wir ihre Rollen bei der Aufstellung der Korrelationstabellen vertauschen.

Zu einer genaueren Bestimmung der Regression gelangen wir, wenn wir den vermittelst der BRAVAISSchen Formel berechneten Korrelationskoeffizienten r und die Standardabweichungen der beiden verglichenen Eigenschaften zur Berechnung herbeiziehen. Für die geradlinige Korrelation¹⁾ (S. 400 ff.) lautet die betreffende Formel:

$$R_y = r \frac{\sigma_y}{\sigma_x}.$$

Berechnen wir nach dieser Formel die Regression der Y-Eigenschaft auf die X-Eigenschaft für die Korrelation zwischen der Länge des Endblättchens (X-Eigenschaft) und der Länge des linken Seitenblättchens (Y-Eigenschaft) bei *Trifolium pratense*, so erhalten wir — die Konstanten sind uns alle bekannt, siehe S. 383 ff. —

$$\begin{aligned} R_y = r \frac{\sigma_y}{\sigma_x} &= + 0,9627 \frac{1,8567}{1,9154} \text{ Klassenspielraum} \\ &= + 0,9332 \text{ Klassenspielraum der Y-Eigenschaft} \end{aligned}$$

oder absolut in Millimetern, da der Klassenspielraum 5 mm ist: $5 \times +0,9332 = +4,666$ mm. Mit der ersten Berechnungsweise hatten wir für R_y den Wert $\frac{4,7345}{x}$ mm erhalten.

Wir wollen nun auch noch mit der nämlichen Formel die Regression des Körnergewichtes (Y-Eigenschaft) auf den Fettgehalt (X-Eigenschaft) beim Beseler Hafer berechnen. Auch hier ist uns der Wert der in Betracht kommenden Konstanten schon bekannt. r (mittels BRAVAIS' Formel berechnet) ist $= -0,447$.

$$\begin{aligned} \sigma_y &= 0,829 \text{ Korngewicht-Klassenspielraum zu 5 mg oder 4,15 mg} \\ \sigma_x &= 1,031 \text{ Fettgehalt-Klassenspielraum zu 0,5 \% oder 0,5155 \%} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Also } R_y = r \frac{\sigma_y}{\sigma_x} &= - 0,447 \frac{0,829}{1,031} = -0,3594 \text{ Korngewicht-Klassenspielraum} \\ &\text{oder} = - 0,447 \frac{4,15}{0,5155} = -3,594 \text{ mg Korngewicht.} \end{aligned}$$

¹⁾ Bei der ungeradlinigen Korrelation sind die Formeln, auf deren Darstellung wir verzichten müssen, viel komplizierter. E

Das heißt, für jede Zunahme des Fettgewichtes um einen Klassenspielraum (hier 0,5 % Fettgewicht) nimmt das Körnergewicht durchschnittlich um 0,3594 Korngewichtsklassenspielraum (zu 5 mg) ab oder bei jedem Prozent Fettgewichtszunahme vermindert sich durchschnittlich das Körnergewicht um 3,594 mg.

Bei der früheren Berechnungsweise hatten wir 3,32 mg Abnahme des Körnergewichts für jede Zunahme des prozentualischen Fettgehaltes um 1 % erhalten.

LVI. Korrelation und Regression bei alternativer Variabilität.

Wir folgen auch hier der von JOHANNSEN adoptierten Bestimmungsmethode¹⁾, welche sehr einfach ist. Ihre Grundlagen gibt uns die Biometrik der alternativen (qualitativen) Variation. Man teilt, wie wir gesehen haben, die qualitativ verschiedenen Varianten in bloß zwei Klassen ein. Diese Einteilung ist oft ganz ohne weiteres gegeben, dann nämlich, wenn überhaupt nur zwei qualitativ verschiedene Variantenklassen in der zu untersuchenden Population vorkommen, wie beispielsweise „männliche“ und „weibliche“ Varianten bei getrennt geschlechtlichen Organismen. Kommen mehr als zwei Variantenklassen eines Merkmals vor, so wählen wir diejenige, die uns besonders interessiert oder die sich besonders gut dazu eignet, als die eine antagonistische Klasse und stellen ihr alle anderen in der zweiten antagonistischen Klasse einer Sammelklasse gegenüber. So kann man die alternative Variabilität in der Farbe etwa folgendermaßen klassifizieren: weiß oder nicht weiß (farbig), blau (Augenfarbe!) oder nicht blau, blond (Haare!) oder nicht blond. Die einheitliche Klasse bezeichnen wir als die 1-Klasse und die Sammelklasse als die 0-Klasse. Als Ausgangsklasse A für die Bestimmung der Konstanten wählen wir die 0-Klasse. Wir verwenden als Formel für den Mittelwert: $M = \frac{p_1}{n}$, wobei p_1 die Frequenz der 1-Klasse bedeutet, und als Formel für

die Berechnung der Standardabweichung $\sigma = \pm \sqrt{\frac{p_0 \cdot p_1}{n}}$. (Siehe S. 351.) Wobei n überall die Gesamtfrequenz der Population bedeutet.

Wollen wir die korrelative Variabilität qualitativ verschiedener Merkmale untersuchen, so setzen wir, genau wie bei der quantitativen Variation, zwei Variationsreihen, eine X -Reihe und eine Y -Reihe, zueinander in Beziehung. Nur besteht jetzt die X -Reihe sowohl als die Y -Reihe bloß aus zwei Klassen, einer

¹⁾ Diese Methode, welche ich für einwandfrei hielt, ist zuerst von PEARSON (1900) als eine approximative angegeben worden. Später (1909, Science, p. 823) hat FRANZ BOAS, ohne PEARSONS Arbeit zu kennen, eine übereinstimmende Methode vorgeschlagen. Wie in JOHANNSENS PEARSONS Arbeit zu kennen, eine übereinstimmende Methode vorgeschlagen. Wie in JOHANNSENS Buch, so findet sie sich auch in YULES „Introduction etc.“ 1911, S. 213. Nun macht mich Herr Dr. S. PONIATOWSKI bei der Durchsicht der Druckbogen darauf aufmerksam, daß DAVID HERON im 8. Bande der „Biometrika“ (1911/12) in schlagender Weise ihre Grundlagen als ungenügend und ihre Leistungsfähigkeit als gering nachgewiesen hat. Wir müssen uns hier damit begnügen, auf diese Sachlage hinzuweisen und wollen nur noch erwähnen, daß PEARSON schon in der oben zitierten Abhandlung eine genaue Methode zur Berechnung des Korrelationskoeffizienten r bei quantitativ nicht meßbaren Merkmalen publiziert hat, für die wir auf den Anhang verweisen.

Tabelle der Korrelation zwischen Augenfarbe (X) und Haarfarbe (Y) in einer Population von 450 Menschen.

		A_x		Y-Frequenzen	Variantenklassen der Y-Reihe
		a	0	+ 1	
A_y	0	p_I = 54	p_{II} = 48	p_{y0} 102	nicht blond-haarig
	+ 1	p_{III} = 96	p_{IV} = 252	p_{y1} 348	blond-haarig
X-Frequenzen		p_{x0} 150	p_{x1} 300	n = 450	Haarfarbe
Variantenklassen der X-Reihe Augenfarbe		nicht blau-äugig	blau-äugig		

0-Klasse (Sammelklasse) und einer 1-Klasse (einheitliche Klasse). Die X-Reihe ist diejenige, die wir als supponierte und die Y-Reihe diejenige, die wir als relative oder zugeordnete behandeln. Selbstverständlich kann man die Rollen vertauschen.

Wir richten nun genau in derselben Weise, wie bei der quantitativen Variation, eine Korrelationstabelle ein. Das vom Rahmen eingeschlossene Korrelationsareal enthält hier aber, da jede Variationsreihe nur aus 2 Klassen besteht, bloß 4 Feldchen. Das Feldchen links oben (siehe obige Tabelle) bezeichnen wir mit pI , das Feldchen rechts oben mit pII , das Feldchen links unten mit $pIII$ und dasjenige rechts unten mit pIV .

Wir konstruieren eine solche Korrelationstabelle als Muster, indem wir die Korrelation zwischen der Augenfarbe und der Haarfarbe bei 450 Menschen untersuchen. Das Beispiel ist JOHANNSEN entlehnt, welcher seinerseits Erhebungen von RETZIUS und FÜRST benutzt hat. Die Augenfarbe wählen wir als supponierte oder X-Eigenschaft, die Haarfarbe als relative, zugeordnete oder Y-Eigenschaft. Als einheitliches Klassenmerkmal wählen wir in der X-Reihe die blaue „Variante“ der Augenfarbe (1_x -Klasse); dann kommen alle nicht blauen Varianten in die 0_x -Klasse. Als einheitliches Klassenmerkmal wählen wir in der Y-Reihe die blonde Haarfarbe (1_y -Klasse); dann kommen alle nicht blonden Varianten in die 0_y -Klasse. Das übrige wird ohne weiteres aus der Tabelle ersichtlich.

Wir schreiten nun zur Berechnung des Korrelationskoeffizienten und benutzen dazu die aus der allgemeinen Berechnungsformel

$$r = \frac{\sum p a_x a_y - n b_x b_y}{n \sigma_x \sigma_y}$$

abgeleitete einfache Spezialformel für die Korrelation bei alternativer Variabilität

$$r = \frac{pI \times pIV - pII \times pIII}{n^2 \sigma_x \sigma_y}.$$

Anstatt σ_x und σ_y können wir die entsprechenden Berechnungsformeln für σ bei alternativer Variation einsetzen. Wenn $\sigma = \frac{\sqrt{p_0 \times p_1}}{n}$ ist, so ist $\sigma_x = \frac{\sqrt{p_{x0} \times p_{x1}}}{n}$ und $\sigma_y = \frac{\sqrt{p_{y0} \times p_{y1}}}{n}$, wobei wir daran denken, daß n für beide Reihen gleich groß ist, so daß wir nicht n_x und n_y zu unterscheiden brauchen. Wir erhalten also die Formel

$$r = \frac{p \text{ I} \times p \text{ IV} - p \text{ II} \times p \text{ III}}{n^2 \times \frac{\sqrt{p_{x0} \times p_{x1}}}{n} \times \frac{\sqrt{p_{y0} \times p_{y1}}}{n}}$$

oder, wie leicht ersichtlich,

$$r = \frac{p \text{ I} \times p \text{ IV} - p \text{ II} \times p \text{ III}}{\sqrt{p_{x0} \times p_{x1}} \times \sqrt{p_{y0} \times p_{y1}}}.$$

Die Korrelationstabelle liefert uns die Werte für alle Elemente dieser Formel und wir erhalten, wenn wir sie einsetzen

$$\begin{aligned} r &= \frac{(54 \times 252) - (48 \times 96)}{\sqrt{150 \times 300} \times \sqrt{102 \times 348}} \\ &= \frac{13608 - 4608}{\sqrt{45000} \times \sqrt{35496}} = \frac{9000}{212,13 \times 188,4} = 0,2252. \\ r &= + 0,2252. \end{aligned}$$

Berechnen wir nun gleich auch die Regression R der Y -Werte auf die X -Werte nach der Formel $R_{\frac{y}{x}} = r \frac{\sigma_y}{\sigma_x}$ (siehe S. 418), so erhalten wir

$$R_{\frac{y}{x}} = 0,2252 \frac{188,40}{212,13} = + 0,20 \text{ oder } 20 \%.$$

Dieses bedeutet, daß, wenn sich X um eine Einheit verändert, sich Y um + 0,2 Einheiten oder 20 % verändert. Betrachten wir nun die Korrelationstabelle, so sehen wir, daß der X_0 -Klasse von 150 X -Varianten, die nicht blauäugig sind, 96 Varianten, also 64 % angehören, die blondhaarig sind (der Y_1 -Klasse angehören), während der X_1 -Klasse unter 300 X -Varianten (die blauäugig sind) 252 Individuen, also 84 % angehören, welche blondhaarig sind (der Y_1 -Klasse angehören). Die Zahl der Blondhaarigen ist also in der Tat beim Übergang von x_0 zu x_1 um 0,2 oder 20 % Blondhaarige gestiegen.

Berechnen wir die Regression von X auf Y , so erhalten wir

$$R_{\frac{x}{y}} = 0,2252 \frac{212,13}{188,40} = + 0,2536 = + 25,36 \% \text{ Blauäugige.}$$

Für die approximative Bestimmung des mittleren Fehlers von R kann man die Formel $m_R = m_r \frac{\sigma_y}{\sigma_x}$ anwenden.

Wir können natürlich das Variantenmaterial jeder der beiden Eigenschaften, deren korrelative Variabilität wir untersuchen wollen, in beliebiger Weise klassifi-

zieren, z. B. die Y_1 -Klasse für alle rothaarigen und die Y_0 -Klasse für alle nicht rothaarigen Varianten (anstatt für blonde und nicht blonde) einrichten. Das tun wir, um innerhalb unserer Beispiele zu bleiben, wenn wir speziell untersuchen wollen, ob und welche Korrelation zwischen Rothaarigkeit und Blauäugigkeit existiert.

LVII. Korrelation zwischen qualitativ verschiedenen Eigenschaften, die nicht direkt meßbar sind, für die bloß schätzungsweise der Ausbildungsgrad oder die Rangordnung bestimmt wird.

Die Biometriker haben sich bemüht, Methoden ausfindig zu machen, um mit möglichster Genauigkeit den Grad der Korrelation zwischen solchen Eigenschaften festzustellen, deren Variabilität nicht direkt meßbar ist, z. B. zwischen Intelligenz und musikalischer Begabung. Diese Methoden setzen voraus, daß erstens die Variantenverteilung für jedes Merkmal eine annähernd binomiale ist, dem GAUSSschen Fehlergesetz gehorcht, durch ein der Normalkurve sich annäherndes Variationspolygon repräsentiert wird. Die Richtigkeit dieser Voraussetzung ist nicht erwiesen und sie trifft wohl sicher in vielen Fällen nicht zu. Die zweite Voraussetzung ist die, daß man an dem zu untersuchenden Merkmal Stufen oder Grade der Ausbildung unterscheiden kann, z. B. eine höhere und eine niedrigere, so daß sich, wie bei dem von uns oben befolgten Verfahren, sowohl die X-Reihe als die Y-Reihe in 2 Klassen einteilen läßt. So teilt PEARSON das Braun des Haarkleides von Pferden ein in „bay and darker“ einerseits und „chestnut and lighter“ andererseits und die Gewissenhaftigkeit („conscientiousness“) der Schulkinder in strenge („keen“) und geringe („dull“). PEARSON berechnet mit einer Methode, auf deren Darstellung wir verzichten müssen, beispielsweise den Korrelationskoeffizienten zwischen der Gewissenhaftigkeit bei Geschwistern oder den Korrelationskoeffizienten zwischen der braunen Haarfarbe von Mutterstuten und Stutenfohlen usw. und findet den ersteren zu 0,45, den letzteren zu 0,59.

Er hat auch die Zuverlässigkeit der Methode kontrolliert, indem er die Korrelation zwischen Körperlänge einer Population von Vätern und Söhnen — es handelt sich also um quantitativ genau bestimmbare Variation — sowohl mit seiner gewöhnlichen, erprobten Methode (Korrelationstabelle für Reihenvariation, BRAVAIS' Formel), als auch mit dem bloßen Taxationsverfahren berechnete. Dieses letztere Verfahren wandte er in der Weise an, daß er die Körperlängen der Väter in zwei Klassen teilte, von denen die eine die Varianten zugeteilt erhielt, welche eine gewisse mittlere Körperlänge überstiegen, die andere sämtliche Minusvarianten. Ebenso verfuhr er mit den zugeordneten Körperlängen der Söhne. Er variierte die Klassifikation in der Weise, daß er die Grenze zwischen der höheren und niederen Klasse aufwärts und abwärts verschob, wodurch natürlich auch der Wert des Korrelationskoeffizienten verändert wurde. Er erhielt dafür Werte von 0,52 bis 0,6, während er mit der gewöhnlichen genauen Methode den Wert 0,514 erhalten hatte.

Anstatt das Variantenmaterial in bloß zwei Klassen einzuteilen, hat man sodann in neuerer Zeit auch versucht, in gewissen Fällen bei alternativer Variation mehrere Klassen einzurichten, so daß man Korrelationstabellen erhält, die mit

den gewöhnlichen für quantitativ verschiedene Merkmale üblichen übereinstimmen. Es handelt sich dabei aber fast immer um die Klassifikation von Intensitätsgraden, um die Aufstellung von Rangordnungen von Eigenschaften, also im Grunde um quantitative Variation, bei der jedoch die Intensitätsgrade mit unseren gegenwärtigen Hilfsmitteln nicht exakt gemessen, sondern bloß annähernd geschätzt werden können.

Solche Untersuchungen, die z. B. in der modernen Psychologie eine Rolle spielen, könnten von sehr großem Wert und bedeutendem Interesse sein. Man möchte z. B. die Korrelation zwischen Gedächtnis und mathematischer Begabung oder zwischen kaufmännischer Befähigung und musikalischer Begabung untersuchen. Zu diesem Zwecke müßte man mehrere Rangordnungen, Intensitätsklassen der Eigenschaften einrichten. * Das Resultat der Untersuchung wäre um so sicherer und wertvoller, je subtiler man die Rangdifferenzen, die Intensitätsabstufungen feststellen könnte. Die große Schwierigkeit liegt hier im subjektiven Moment und die vornehmste Aufgabe besteht darin, dieses möglichst zu beseitigen. Wie BETZ sagt, wird dies in manchen Fällen bis zu einem gewissen Grade möglich sein, indem man die psychischen Eigenschaften, Veranlagungen usw. nach ihren, einer genaueren Messung zugänglichen Effekten taxiert, so z. B. das Maß kaufmännischer Begabung nach dem Vermögen bestimmt, welches die „Varianten“ in einer bestimmten Zeitperiode erworben haben. Schon an diesem Beispiel springen die Schwierigkeiten in die Augen. Denn es spielen hier einerseits neben dem Grade der kaufmännischen Begabung noch zahlreiche andere Faktoren fast stets eine wichtige Rolle. Andererseits ist die kaufmännische Begabung zweifellos nicht ein homogener Faktor, der sich einfach in Intensitätsgrade gliedern läßt, sondern sie ist selbst wieder aus qualitativ verschiedenen Faktoren zusammengesetzt, von denen ein jeder in sehr verschiedenen Intensitätsgraden ausgeprägt sein kann. (Zuerst hat SPEARMAN [1904] versucht, zur Bestimmung der Korrelation zwischen Eigenschaften, die einer direkten Messung unzugänglich sind, die schätzungsweise Einteilung in Grade zu verwenden. PEARSON und namentlich YULE haben seitdem die Frage nach verschiedenen Richtungen weiter verfolgt.)

Wir müssen uns mit diesen Andeutungen begnügen. Auf die Bedeutung der Korrelationsstatistik für die Lösung von Vererbungsproblemen kommen wir gleich nachher zurück.

LVIII. Korrelation zwischen quantitativ und qualitativ variierenden Merkmalen¹⁾.

Nachdem wir gesehen haben, daß sich über die Korrelation bei alternativen, d. h. qualitativ variierenden Merkmalen manche wertvolle zahlenmäßig ausdrückbare Resultate ermitteln lassen, wenn man für jedes Merkmal (z. B. Augenfarbe!

¹⁾ Man vergleiche die Anmerkung auf S. 419. Was dort über die Ungenauigkeit der befolgten Methode der Bestimmung von r gesagt wurde, gilt selbstverständlich auch hier. Eine genauere, aber auch kompliziertere Methode zur Bestimmung der Korrelation zwischen quantitativ und qualitativ variierenden Merkmalen hat PEARSON gegeben. (1910/11. „On a new Method etc.“. *Biometrika*, vol. VII, p. 248—257).

Haarfarbe!) eine zweiklassige Variationsreihe mit einer 1-Klasse (blau! blond!) und einer 0-Klasse (nicht blau! nicht blond!) einrichtet, so leuchtet die Art und Weise ohne weiteres ein, wie man vorgehen muß, um die Korrelation zwischen einem quantitativ und einem qualitativ variierenden Merkmal zu ermitteln. Man stellt für das quantitativ variierende Merkmal (z. B. Körperlänge) eine gewöhnliche Variationsreihe mit der zweckmäßigen und nötigen Anzahl von Klassen mit gleich großem Klassenspielraum oder gleich großen Klassenabständen auf. Für das qualitativ variierende Merkmal richtet man eine zweiklassige Reihe ein, mit einer 0-Klasse und einer 1-Klasse. Die eine Reihe (z. B. die Reihe für qualitative Variation) behandeln wir als X-Reihe, die andere als Y-Reihe. Wir konstruieren nun in der gewohnten Weise die Korrelationstabelle, in welcher wir natürlich, da wir nur 2 X-Klassen haben, auch nur 2 X-Kolonnen erhalten. Wir reproduzieren eine solche Tabelle aus JOHANNSEN. Sie stellt die Verhältnisse der Korrelation

Tabelle der Korrelation zwischen Haarfarbe und Körperlänge bei 44 900 schwedischen Rekruten.

A_x					
a	0	+ 1			
— 3	182 (0)	664 (— 3)	846	bis 159,5	78,5
— 2	1112 (0)	4210 (— 2)	5322	159,5—164,5	79,1
— 1	2613 (0)	9609 (— 1)	12222	164,5—169,5	78,6
A_y	0	3270 (0)	11415 (0)	14685	169,5—174,5 77,7
	+ 1	2044 (0)	6588 (+ 1)	8632	174,5—179,5 76,3
	+ 2	656 (0)	1967 (+ 2)	2623	179,5—184,5 79,3
	+ 3	134 (0)	436 (+ 3)	570	mehr als 184,5 76,5
Frequenz der X Klassen	10011	34889	$n = 44900$	Y-Reihe. Körperlängen in cm	Zugeordnete mittlere X-Werte. Prozente blond.
X-Reihe Haarfarbe	Nicht blond	Blond			
Zugeordnete mittlere Körperlängen	171,188	170,826	Y-Frequenzen		

zwischen Haarfarbe (X-Eigenschaft) und Körperlänge (Y-Eigenschaft) bei 44 900 schwedischen Rekruten der Jahrgänge 1897 und 1898 nach den Tabellen von RETZIUS

und FÜRST dar. Wenn wir in der zweiklassigen X-Reihe die 0-Klasse als Ausgangsklasse A betrachten, so haben wir bloß eine $+$ -Variantenklasse. Eine $-$ -Variantenklasse gibt es in der X-Reihe überhaupt nicht. Infolgedessen fallen die beiden linksseitigen Quadranten auf dem Variationsfelde vollständig aus.

Mit Hilfe dieser Tabelle wird man den Korrelationskoeffizienten nach der Formel $r = \frac{\sum p a_x a_y - n b_x b_y}{n \sigma_x \sigma_y}$ berechnen.

Wir begnügen uns hier damit, den Wert $\sum p a_x a_y$ vorzurechnen.

Liste der negativen Produkte

$p a_x a_y$

Rechter oberer Quadrant

$$664 \times -3 = -1992$$

$$4210 \times -2 = -8420$$

$$9609 \times -1 = -9609$$

Summe der negativen Produkte $p a_x a_y$ } = - 20021

Liste der positiven Produkte

$p a_x a_y$

Rechter unterer Quadrant

$$6588 \times +1 = +6588$$

$$1967 \times +2 = +3934$$

$$436 \times +3 = +1308$$

Summe der positiven Produkte $p a_x a_y$ } = + 11830

$$\text{Summe aller Produkte } p a_x a_y = \sum p a_x a_y = -20021 + 11830 = -8191.$$

Bei der Berechnung der übrigen Konstanten der Formel erhalten wir

$$b_x = +0,7770$$

$$b_y = -0,2186$$

$$\sigma_x = \pm 0,4163$$

$$\sigma_y = \pm 1,1867 \text{ Klassenspielraum zu 5 cm.}$$

Daß $n = 44\,900$, wissen wir von Anfang an.

Setzen wir alle diese Werte in die obige Formel ein, so erhalten wir

$$r = \frac{-8191 - (44900 \times +0,7770 \times -0,2186)}{44900 \times 0,4163 \times 1,1867}$$

$$\text{oder } r = \frac{-564,636}{22187} = -0,0255.$$

Also eine schwache negative Korrelation zwischen Blondhaarigkeit und Körperlänge.

Ob diese Ermittlung wirklich zuverlässig ist, ob wirklich diese schwache negative Korrelation als tatsächlich vorhanden betrachtet werden darf, erfahren wir durch Bestimmung des mittleren Fehlers des Korrelationskoeffizienten. Dies geschieht, wie wir wissen, nach der Formel $m_r = \frac{1-r^2}{\sqrt{n}}$, also in unserem Falle

$$m_r = \frac{1-0,0255^2}{\sqrt{44900}} = \pm 0,0047.$$

Dieser mittlere Fehler, dreimal genommen, ist immer noch bedeutend kleiner als der Wert von r , so daß die schwache negative Korrelation als eine statistisch nachgewiesene Erscheinung gelten könnte, wenn die zur Berechnung verwendete Methode ganz genau wäre¹⁾.

¹⁾ Vergleiche die Anmerkungen auf S. 419 und 423.

LIX. Korrelation und Vererbung. Statistische und biologische Vererbungsgesetze. Galtons Regressionsgesetz und Galtons Gesetz vom Ahnenerbe. Das letztere im Lichte der Zuchtversuche von Darbshire.

Nachdem einmal, vornehmlich durch die bahnbrechenden Arbeiten von GALTON, die Statistik in die Biologie eingeführt war, war zu erwarten, daß auch die Lösung des Vererbungsproblems mit biometrischen Methoden in Angriff genommen werde. Dies geschah schon in ausgedehntem Maßstabe durch GALTON selbst. PEARSON führte dann die Biometrik der Korrelation ein, deren Methoden er und andere Biometriker, wie YULE, beständig von mathematischen Gesichtspunkten aus verbesserte. Der Gedanke lag ja in der Tat sehr nahe, die Erblichkeitsverhältnisse von Merkmalen als Korrelationserscheinungen zwischen der Variabilität derselben in der Aszendenz (z. B. bei den Eltern) und in der Deszendenz (bei den Kindern) aufzufassen.

DAVENPORT definierte, wenigstens früher, geradezu die Vererbung als ein gewisses Maß der Korrelation zwischen der Abweichung der Elternschaft vom Mittel der elterlichen Population und der durchschnittlichen Abweichung der Nachkommenschaft.

Nach LOCK ist die Aufgabe des Biometrikers, der die Erblichkeit einer Eigenschaft statistisch untersuchen will, die, das Verhältnis dieser Eigenschaft bei den beiden genetisch verknüpften Gliedern möglichst zahlreicher Paare zu untersuchen, von denen jedes beispielsweise aus einem Elter und einem Kind besteht, und festzustellen, ob und um wieviel die beiden Glieder solcher Paare einander im Durchschnitt ähnlicher sind, als durchschnittlich die Glieder von Variantengruppen, die man ganz aufs Geratewohl und ganz ohne Rücksicht auf die Verwandtschaft, aus der gemischten Gesamtpopulation zusammenstellen würde.

Der rein statistische Charakter dieses Verfahrens springt in die Augen. Der Weg zur Erreichung des Zieles ist gegeben. Es wird sich darum handeln, Korrelationstabellen aufzustellen und Korrelationskoeffizienten zu berechnen.

Das Verfahren steht im schroffen Gegensatz zu der experimentellen, streng individualisierenden MENDELSchen Forschungsmethode, die sich ja allerdings zur Wertung ihrer Resultate auch biometrischer Methoden bedient und welche der rein statistischen als die MENDELSche biologisch-experimentelle Methode gegenübergestellt werden kann.

Die Nur-Biometriker, vor allem PEARSON, betrachten die MENDELSche Methode mit Geringschätzung und sie vermögen auch jetzt noch nicht die großen Erfolge der sich ihrer bedienenden Forschung zu würdigen. Im Jahre 1903 sagte PEARSON folgendes:

„Wenn wir uns an die für viele wichtige Fälle festgestellte Tatsache halten, daß weder die Kenntnis der Eltern noch auch die der ganzen Vorfahrenschaft uns in den Stand setzt, mit Sicherheit den Charakter der individuellen Nachkommenschaft vorauszusagen, und wenn wir deshalb fragen: welches ist die korrekte Methode der Bearbeitung des Vererbungsproblems in solchen Fällen?, so antworten wir folgendes. Die Ursachen *A, B, C, D, E*, die es uns bis jetzt gelungen ist zu isolieren und zu definieren, haben nicht immer die Wirkung *X*, sondern irgend-

eine der Wirkungen U, V, W, X, Y . Es handelt sich also nicht um physiologische Bewirkung („causation“), sondern um Korrelation, und es ist somit nur ein einziges Verfahren möglich: Wir müssen statistische Erhebungen über die Häufigkeit anstellen, mit welcher die U, V, W, X, Y, Z auf die A, B, C, D, E folgen. Eine solche Statistik lehrt uns die wahrscheinlichste Folge der Ursachen A, B, C, D, E und die Häufigkeit jeder Abweichung von dieser wahrscheinlichsten Folgeerscheinung kennen.“

In seinem berühmten „Grammar of Science“ 1900 hatte PEARSON gesagt: „Alles was wir in Vererbungsfragen wissen, ist, wie groß im Durchschnitt die Ähnlichkeit ist“; und noch 1910 gibt er bei Besprechung der sorgfältigen Untersuchungen von JENNINGS über Vererbung innerhalb reiner Linien von *Paramaecium*, indem er die Gültigkeit der Ergebnisse anzweifelt, auf die Frage: „folgt bei *Paramaecium* auf die Fortpflanzung durch Teilung Differenzierung oder nicht“, die Antwort: „Wir wissen es nicht! Denn bis jetzt ist Erbllichkeit des Merkmals, das von JENNINGS bei der Kultur von *Paramaecium* in reinen Linien untersucht worden ist, nicht auf jenem einzigen Wege nachgewiesen worden, der den Biometriker befriedigen kann, nämlich durch Aufstellung von Korrelationstabellen zwischen Eltern und Nachkommenschaft in reinen Linien.“

Wir wollen nun das Notwendigste über die biometrische Behandlung der Erbllichkeit als Korrelationserscheinung mitteilen und uns zunächst an genau meßbare Merkmale halten.

Der einfachste denkbare Fall wäre derjenige der Vererbung bei parthenogenetischer Fortpflanzung unter der in Wirklichkeit ja fast niemals zutreffenden Annahme, daß jedes Mutterindividuum nur ein Tochterindividuum erzeugt und die Umweltfaktoren während der Entwicklung der Mütter und der Töchter annähernd die gleichen geblieben sind.

Einen derartigen fiktiven Fall verwenden wir zur Herstellung der nachfolgenden Korrelationstabelle nach dem gewöhnlichen Verfahren. Wir nehmen 100 Mutterindividuen an, von denen jedes parthenogenetisch ein einziges Tochterindividuum erzeugt hat und setzen die Körperlänge einer jeden Mutter in Millimetern zu der Körperlänge ihrer Tochter in Beziehung. Die Zahl 100 ist für eine zuverlässige biometrische Feststellung selbstverständlich zu klein. Im vorliegenden Falle würde sie ziemlich genügen, denn die bloße Inspektion der Größe und Verteilung der Frequenzziffern auf dem Korrelationsfeld weist so deutlich auf eine hohe positive Korrelation (starke Erbllichkeit) hin, daß ein Zufall ausgeschlossen erscheint. Als supponierte Eigenschaft wählen wir die Körperlänge der Mütter, als relative diejenige der Töchter.

Der Leser wird sich gewiß in dieser Tabelle leicht zurechtfinden. Er wird beispielsweise sofort sehen,

daß unter den 100 Müttern nur eine vorkommt, welche die Körperlänge von 15 mm besitzt; ihre Tochter hat die gleiche Körperlänge;

daß unter den 100 Müttern sich 3 finden, deren Körperlänge 16 mm beträgt. Von den 3 Tochterindividuen haben 2 genau die Körperlänge ihrer Mutter, eines die Körperlänge von 17 mm;

Tabelle einer fiktiven Korrelation der Körperlängen von 100 Müttern und 100 Töchtern. Das Nähere im Text.

											A_x												
a	-4	-3	-2	-1	0	+1	+2	+3	+4														
-4	1 (+16)									1	Körperlänge der Töchter in mm	15	15										
-3		2 (+9)	1 (+6)							3		16	16,33										
-2		1 (+6)	7 (+4)	3 (+2)	1 (0)					12		17	17,33										
-1			1 (+2)	14 (+1)	7 (0)	1 (-1)				23		18	18,33										
A_y	0				2 (0)	19 (0)	4 (0)					25	19	19,08									
	+1					4 (0)	11 (+1)	1 (+2)				16	20	19,81									
	+2					1 (0)	2 (+2)	8 (+4)				11	21	20,64									
	+3							2 (+6)	4 (+9)			6	22	21,67									
	+4								1 (+12)	2 (+16)		3	23	22,67									
Frequenzen der Klassen	1	3	9	19	32	18	11	5	2	$n = 100$													
X-Reihe. Körperlänge der Mütter in mm											Klassenfrequenz												
Variantenklassen in mm	15	16	17	18	19	20	21	22	23														
Zugeordnete mittlere Längen der Töchter	15	16,33	17	17,95	18,91	19,78	21,09	22,20	23														
											Y-Reihe. Körperlänge der Töchter in mm												
											Y-Variantenklassen mm												
											Zugeordnete mittlere Längen der Mütter												

daß unter den 100 Müttern 9 vorkommen mit 17 mm Körperlänge. Von ihren 9 Töchtern haben 7 die Körperlänge der Mutter, eine ist 18 mm und eine bloß 16 mm lang usw.

Den Korrelationskoeffizienten nach der für Reihenvariation vorgeschlagenen Formel $r = \frac{\sum p a_x a_y - n b_x b_y}{n \sigma_x \sigma_y}$ auszurechnen, überlassen wir diesmal dem Leser.

Nun erzeugt aber auch bei parthenogenetisch sich fortpflanzenden Organismen jedes Muttertier mehrere bis viele Tochtertiere. Wie soll ich diesem Verhalten in der Korrelationstabelle Rechnung tragen?

Ich kann daran denken, unter den Tochterindividuen einer jeden Mutter nur eines — aufs Geratewohl, durch das Los bestimmtes — für die Eintragung in die Korrelationstabelle zu verwenden. Ich kann z. B. so vorgehen, daß ich die Maße der verschiedenen Tochterindividuen auf ebenso vielen Täfelchen notiere, diese in eine Urne lege und das Los ziehe. Dieses Verfahren wird sich vielleicht dann empfehlen, wenn die Zahl der untersuchten Muttertiere eine außerordentlich große ist. Dann gleichen sich die Zufallsfehler aus.

Bei einer kleineren Population von Müttern aber würde der Zufall eine zu große Fehlerquelle abgeben. Ich werde deshalb in diesem Falle die mittlere Länge aller Tochterindividuen jeder Mutter berechnen und diesen Mittelwert der Längen zu der Länge der Mutter in Beziehung setzen.

Bei Organismen mit Selbstbefruchtung tritt nun schon eine weitere Komplikation auf, indem hier der sich fortpflanzende Elter nicht bloß Mutter, sondern Vater und Mutter der Nachkommenschaft zugleich ist. Diese Komplikation, die den Statistiker wenig stört, muß vom Biologen beachtet werden, denn unter den Selbstbefruchtern können Heterozygoten vorkommen, die in der Nachkommenschaft spalten. Bei normalen Selbstbefruchtern freilich werden sie sehr selten vorkommen, da ja bei fortgesetzter Selbstbefruchtung nach wenigen Generationen die Zahl der Heterozygoten, verglichen mit derjenigen der Homozygoten, eine verschwindend kleine wird.

Herrscht Trennung der Geschlechter, so kommt eine neue Schwierigkeit hinzu, indem eben nicht bloß ein elterliches Individuum, sondern deren zwei vorhanden sind. Man wird dann den Mittelwert der Eigenschaft von Vater und Mutter berechnen und so in der Korrelationstabelle zu jedem Durchschnittselter sein Durchschnittskind in Beziehung setzen.

Der geschlechtliche Dimorphismus bringt nochmals eine Komplikation. Denken wir z. B. an die Statur des Menschen. Das männliche Geschlecht hat durchschnittlich höhere Statur als das weibliche. Schon GALTON suchte diese Fehlerquelle zu beseitigen, indem er die Frauengröße in Männergrößen umrechnete. Man kann natürlich auch das Umgekehrte tun. Das Verfahren ist im Prinzip sehr einfach. Man berechnet für eine sehr große Population die durchschnittliche Statur der erwachsenen normalen Frauen und ebenso diejenige der erwachsenen normalen Männer. Die Differenz der beiden Mittelwerte ist der mittlere Unterschied der Frauen- und Männerstatur. GALTON fand, daß sich die Männerstatur zur Frauenstatur durchschnittlich verhält wie 1,08 : 1. Man muß also die Körpergröße jeder Frau mit 1,08 multiplizieren, um ihre Männergröße zu erhalten. Erst nachdem diese Umrechnung vorgenommen worden ist, berechnet man die mittlere Elternstatur oder die mittlere Statur der Söhne und Töchter.

Es gibt eine Reihe anderer Faktoren, deren Einfluß auf das Resultat der statistischen Untersuchung berücksichtigt werden muß. Ich will nur noch den einen erwähnen: Es kommt in Betracht, ob bei den Heiraten das nachzuweisen ist, was die Engländer „assortative mating“ nennen, eine durchschnittliche gegenseitige Bevorzugung gewisser Merkmale bei der Eheschließung. Ziehen durchschnittlich große Männer auch große Frauen vor und umgekehrt oder ziehen große Männer kleine Frauen vor usw.? Es handelt sich, anders ausgedrückt, offenbar um die Frage: Existiert eine Korrelation zwischen der Statur der Ehegatten? In GALTONS Material ließ sich keine solche Korrelation nachweisen, während PEARSON bei einer Untersuchung einen Korrelationskoeffizienten von $+0,093 \pm 0,047$, bei einer anderen einen solchen von $0,28 \pm 0,02$ fand. Es gelangen natürlich bei diesen Berechnungen symmetrische Korrelationstabellen zur Verwendung.

PEARSON untersuchte die Erbllichkeit — als Korrelation betrachtet — bei Menschen, Tieren und Pflanzen für eine Reihe von körperlichen und geistigen Eigenschaften und berechnete die Korrelationskoeffizienten. Er beschränkte die Untersuchung nicht bloß auf die Korrelation zwischen Eltern und Kindern, sondern spezialisierte sie auch für die Korrelation zwischen Vätern und Söhnen, Vätern und Töchtern, Müttern und Söhnen, Müttern und Töchtern und dehnte sie auf die Korrelation zwischen Geschwistern, Brüdern und Brüdern, Schwestern und Schwestern, Brüdern und Schwestern, Neffen und Neffen usw. aus.

Die Engländer nennen die Mitglieder einer Variantenklasse von Eltern ein „parentage“, was man mit „Elternschaft“ übersetzen könnte, und die ganze unmittelbare Nachkommenschaft einer ganzen Elternschaft ein „fraternity“, eine „Geschwisterschaft“ oder „Kinderschaft“.

Die ursprünglichen GALTONschen Untersuchungen waren so angestellt worden, daß zunächst die Elternpopulation mit Bezug auf das zu untersuchende Merkmal in Klassen eingeteilt wurde. Jede Klasse enthielt also eine „Elternschaft“. Sodann berechnete er den Mittelwert des Merkmals für die ganze Nachkommenschaft, die „Kinderschaft“, einer jeden Elternschaft und ordnete wohl auch jede Kinderschaft wiederum in eine Variationsreihe ein. Die Tabellen, die GALTON aufstellte, zeigen in einer Reihe die elterlichen Klassen (der X-Reihe entsprechend) und in einer zweiten die zugeordneten Mittelwerte der den Elternklassen („Elternschaften“) entsprechenden Kinderschaften. Nachstehend führen wir eine solche Tabelle vor, die sich auf die Körperlänge von 204 englischen Elternpaaren und ihren 928 erwachsenen Kindern bezieht.

Elterliche Klassen (Elternschaften). Klassenmittlen	64,5	65,5	66,5	67,5	68,5	69,5	70,5	71,5	72,5
Mittlere Statur der zugeordneten Kinderpopulationen (Kinderschaften)	65,8	66,7	67,2	67,6	68,3	68,9	69,5	69,9	72,2

Diejenigen Untersuchungen GALTONS, die am bekanntesten geworden sind, beziehen sich auf die Vererbung des Genies, nach Stammbaummaterialien. Doch hat er auch, und zwar zu Beginn seiner Forschertätigkeit, auf dem Gebiete der Vererbungsstatistik mit selbstgezozenem Zuchtmaterial gearbeitet. Er verschaffte sich zahlreiche Samen von *Lathyrus odoratus*, der spanischen Wicke, sortierte diese Population nach der Größe in 7 gleichmäßig abgestufte Klassen („Elternschaften“), säte jede Samen-Elternschaft separat aus und erntete die Nachkommenschaft einer jeden Elternklasse separat, maß die Größe aller Samenindividuen und berechnete den Mittelwert der Samengrößen für jede der sieben, den sieben Elternschaften zugeordneten Kinderschaften.

Durch seine Untersuchungen gelangte GALTON zur Aufstellung von zwei berühmten statistischen Vererbungsgesetzen, die auch von PEARSON, freilich in etwas modifizierter Form, übernommen wurden. Sie sind, nicht nur im englischen Sprachgebiet, zu fast allgemeiner Anerkennung gelangt, und namentlich die Züchter schwören nicht höher als auf diese Gesetze. Mit ihrer Kenntnis hat sich aber Hand in Hand eine ganz falsche Auffassung derselben verbreitet. Man nahm und nimmt jetzt noch fast allgemein an, daß sie auch biolo-

gische (physiologische) Gesetze seien, welche für die einzelnen Fälle, gewissermaßen für die Erblichkeit in Familien, Gültigkeit haben und nach denen man sich bei der Pflanzen- und Tierzüchtung richten könne, während sie doch rein statistische Gesetze sind, die, wenn überhaupt, nur für große Massen, für große Populationen Gültigkeit haben. Wir können dabei — freilich trifft der Vergleich nur wenig zu — an die Gesetze des Würfelspiels denken, die sich bei jedem neuen Würfelversuch von 100 000 Würfeln immer wieder bewahrheiten, während jeder einzelne Wurf den Stempel des Zufalls trägt und oft genug in einem dem Gesetze diametral entgegengesetzten Sinne ausfällt. Den rein statistischen Charakter der beiden Gesetze hat PEARSON, der ja den Versuch, physiologische Vererbungsgesetze zu ermitteln, für wenigstens zur jetzigen Zeit aussichtslos hält, stets auf das schärfste betont, während GALTON geneigt zu sein schien, ihnen auch eine genetisch-biologische Bedeutung beizumessen.

Das erste Gesetz ist das **GALTONsche Regressions- oder Rückschlaggesetz** (Law of filial regression). Der Begriff der GALTONschen Regression ist, wie sofort ersichtlich, nicht mit dem Begriff der korrelativen Regression (siehe Art. LV, S. 416) zu verwechseln. Die beste Bezeichnung wäre vielleicht Nivellierungsgesetz. Es lautet in GALTONS eigener Fassung:

„Wenn man unter Besonderheit den Unterschied zwischen der bei einem Individuum ausgeprägten Ausbildung irgendeines Merkmals (irgendeiner Eigenschaft) und der durchschnittlichen Ausbildung (dem Mittelwert) der gleichen Eigenschaft bei einer großen Population versteht, so besagt das Gesetz: Jede Besonderheit eines Individuums findet sich bei seinen Nachkommen wieder, aber durchschnittlich in geringerem Grade. Sie ist auf einen bestimmten Bruchteil des elterlichen Betrages reduziert, mag das Ausmaß der elterlichen Besonderheit groß oder klein sein. Der Bruchteil ändert sich mit den verschiedenen Verwandtschaftsgraden in dem Sinne, daß er immer kleiner wird, je entfernter die Verwandtschaft ist.“

Kurz und gut sagt JOHANNSEN: „Eltern, welche in positiver oder negativer Richtung von der mittleren Beschaffenheit der ‚Rasse‘ abweichen, erzeugen Nachkommen, welche — wir fügen hinzu **durchschnittlich** — in gleicher Richtung, jedoch **durchschnittlich** in geringerem Maße, abweichen.“

Vergleichen wir den GALTONschen Begriff der Regression (Nivellierung) mit dem der Korrelation, so können wir mit LOCK sagen: „Unter Regression versteht man die größere durchschnittliche Ähnlichkeit der Kinder als der Eltern mit dem Durchschnitt der ganzen Population. Unter Korrelation versteht man die größere durchschnittliche Ähnlichkeit der Kinder mit dem Vater als mit dem Durchschnitt der ganzen Population.“

GALTON war geneigt, anzunehmen, daß das Ausmaß der Regression überall dasselbe sei. Er fand, daß die Kinder durchschnittlich einen Drittel des Betrages der Besonderheit der Eltern einbüßen.

Ein Beispiel, das sich auf die Statur der von GALTON untersuchten menschlichen Eltern- und Kinderschaften bezieht.

Die durchschnittliche Größe der Elternpopulation (in Männergrößen ausgedrückt) war 68,25 englische Zoll. Wählt man nun eine Population von Vätern aus, die alle 72 Zoll groß sind, so ist die Besonderheit, welche diese Väter auszeichnet, ein Überschuß von 3,75 englische Zoll Körperhöhe über die Durchschnittsstatur. Wenn wir nun die durchschnittliche Statur aller Söhne dieser Riesen von 72 Zoll Körpergröße ermitteln, so finden wir ein Mittel von ca. 70,8 Zoll, also ein Plus von 2,55 Zoll. Die Söhne haben also durchschnittlich ein Drittel der väterlichen Plusabweichung vom Mittel verloren, oder mit anderen Worten, sie haben sie bloß zu zwei Dritteln geerbt. — Suchen wir nun eine Population von Vätern heraus, deren Körpergröße 66 Zoll beträgt, so ist ihre Besonderheit die, daß sie 2,25 Zoll kleiner sind als der Durchschnitt. Ihre Söhne sind durchschnittlich aber 67,7 Zoll groß, sie sind also nur ungefähr 0,55 Zoll kleiner als der Durchschnitt. Gegenüber den Vätern sind sie um zwei Drittel der Abweichung (hier eine Minusabweichung) größer. Sie haben von der Minusabweichung nur zwei Dritteile geerbt. Das alles ist Nivellierung.

Das zweite GALTONsche Gesetz ist das des **Vorfahrenanteils an der Erbschaft der Nachkommen** oder kurz, das Gesetz vom **Ahnenerbe** (Law of ancestral inheritance). Er begründete es im Jahre 1897 in seiner Abhandlung „The average Contribution of each several Ancestor to the Total Heritage of the Offspring“, „Der durchschnittliche Beitrag jedes einzelnen Vorfahren an das gesamte Erbe der Nachkommenschaft.“ Er leitete das Gesetz ab aus der statistischen Verarbeitung einer Stammbuch-Population von im ganzen 817 Dachshunden (Basset-hounds). Die Untersuchung bezieht sich auf die Haarfarbe und Zeichnung. GALTON unterscheidet zwei Varietäten. Bei der einen ist das Haarkleid weiß mit rotgelben Platten, bei der anderen, dreifarbigem, kommen noch schwarze Flecken oder Platten hinzu. Wir haben es mit alternativer Vererbung zu tun. Das benutzte Stammbuch gibt Auskunft über das Farbmuster der Eltern aller 817 Hunde. Von 567 Hunden dieser Population sind auch die 4 Großeltern hinsichtlich der Farbe bekannt, und in 188 Fällen gibt das Stammbuch Auskunft über das Farbmuster aller 8 Urgroßeltern.

Später hat GALTON zur Stütze des Gesetzes auch statistische Materialien verwendet, die sich auf quantitativ genau bestimmbare Merkmale des Menschen, wie z. B. die Statur, beziehen.

Das Gesetz vom Ahnenerbe sagt, daß nicht nur die Eltern, sondern auch die Großeltern und die Urgroßeltern, überhaupt jedes Glied der Ahnenreihe in männlicher und weiblicher Aszendenz einen mit dem Grade der Entfernung der Vorfahren abnehmenden Beitrag an die Gesamtheit der erblichen Eigenschaften eines Individuums liefern.

GALTON glaubt auch den durchschnittlichen Anteil eines jeden Gliedes

jeder Vorfahrgeneration zahlenmäßig feststellen zu können und zwar folgendermaßen:

Nennen wir die Summe aller erblichen Eigenschafteneines Individuums sein Gesamterbe, so trägt durchschnittlich jeder Elter $\frac{1}{4}$ (beide Eltern zusammen die Hälfte), jeder Großelter durchschnittlich $\frac{1}{16}$ (alle vier Großeltern zusammen $\frac{1}{4}$), jeder Urgroßelter durchschnittlich $\frac{1}{64}$ (alle acht Urgroßeltern zusammen $\frac{1}{8}$) usw. an das Gesamterbe bei.

Allgemein formuliert ist der Beitrag jedes Vorfahren $= (0,5)^{2n}$, wobei n den Grad der Verwandtschaft bedeutet.

Also: 1 Elter ($n = 1$) $(0,5)^{2 \times 1} = (0,5)^2 = 0,25 = \frac{1}{4}$
 1 Großelter ($n = 2$) $(0,5)^{2 \times 2} = (0,5)^4 = 0,0625 = \frac{1}{16}$
 1 Urgroßelter ($n = 3$) $(0,5)^{2 \times 3} = (0,5)^6 = 0,0156 = \frac{1}{64}$.

Der Gesamtbetrag aller Vorfahrenbeiträge: $0,25 \times 2 + 0,0625 \times 4 + 0,0156 \times 8 + \dots$ ist natürlich $= 1$; d. h. gleich dem Gesamterbe.

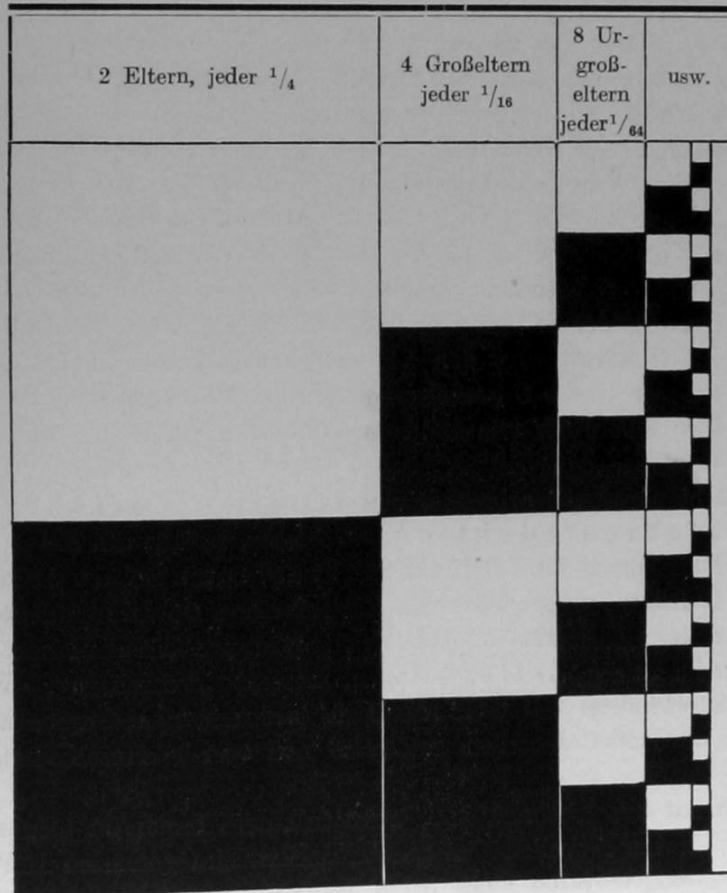


Fig. 111.

Graphische Darstellung des GALTONSchen Ahnenerbschaftsgesetzes (nach MESTON). Erklärung im Text.

Arnold Lang, Experimentelle Vererbungslehre.

PEARSON kam zu etwas anderen Zahlen. Die Abnahme mit dem Grade der Entfernung der Generation ist nach ihm eine etwas raschere. Er nimmt für die beiden Eltern 0,6244, die 4 Großeltern 0,1988, die 8 Urgroßeltern 0,0630 usw. an.

Wenn das GALTONSche Gesetz vom Ahnenerbe richtig und allgemein gültig wäre, und wenn es nicht — was es tatsächlich ist — ein bloß statistisches, sondern auch ein biologisches Gesetz wäre, so könnte man seine Bedeutung nicht hoch genug einschätzen und man müßte PEARSON zustimmen, wenn er sagt: „GALTONS Gesetz vom Ahnenerbe wird sich wohl als eine seiner glänzendsten Entdeckungen erweisen. Es erscheint in hohem Grade wahrscheinlich, daß es die einfachste Darstellung ist, welche alle die komplexen Linien der erblichen Einwirkung in einem einzigen Brennpunkte vereinigt. Wenn die Entwicklung der Organismenwelt im Sinne DARWINS auf natürlicher Zuchtwahl in Verbindung mit Vererbung beruht, dann muß man die einfache GALTONSche Formel, welche das ganze Gebiet der Erblichkeit umfaßt, in der Biologie für fast ebenso epochemachend halten, wie das Gravitationsgesetz in der Astronomie.“

Figur 111 ist eine graphische Darstellung des GALTONSchen Gesetzes vom Ahnenerbe. Die Fläche des ganzen Quadrates stellt das ganze Erbe (= 1) eines Durchschnittsindividuums dar. Die weißen eingeschlossenen Quadrate repräsentieren in ihrer Flächenausdehnung die Beiträge der männlichen Aszendenten, die schwarzen diejenigen der weiblichen. In der ersten Kolonne sehen wir die beiden Eltern repräsentiert, Vater und Mutter mit je $\frac{1}{4}$ Beitrag an das Erbe. Jedes Quadrat dieser Kolonne hat den vierten Teil der Grundfläche des ganzen Quadrates. In der zweiten Kolonne sind die 4 Großeltern, d. h. die beiden Großelternpaare dargestellt. Jedes großelterliche Quadrat hat $\frac{1}{16}$ der Grundfläche des ganzen Enkelquadrates. In der dritten Kolonne sehen wir 4 Urgroßelternpaare. Jedes urgroßelterliche Quadrat zeigt den 64. Teil des ganzen Enkelquadrates. Das Schema ist bis zur Ur-Ur-Urgroßelterngeneration durchgeführt. Es bleibt nur noch ein kleiner Raum für alle früheren Generationen übrig. Weitere Erläuterungen sind unnötig.

Es sind hier einige Worte über den sogenannten Vorfahrenausfall oder die Vorfahrenreduktion am Platze, welche die Folge von Inzucht und Verwandtenpaarung ist. Bei zweielterlicher Zeugung hat jedes Individuum 2 Eltern, 4 Großeltern, 8 Urgroßeltern, 16 Urgroßeltern usw., in der m ten Vorfahrengeneration 2^m Vorfahren. Wenigstens theoretisch. Wir wollen lieber „Vorfahrenstellen“ sagen, anstatt „Vorfahren“. Ein Ehepaar von Geschwisterkindern hat wenigstens ein gemeinsames Großelternpaar. Die 8 theoretischen Großelternstellen sind also nur von 6 verschiedenen Personen besetzt.

BROOKS hat ausgerechnet, daß, wenn in einem Lande 10 Generationen hindurch nur Heiraten zwischen Geschwisterkindern stattgefunden hätten, sich die älteste Vorfahrengeneration eines jeden Individuums nur aus 38 verschiedenen Personen zusammensetzen würde, während die theoretische Zahl der Vorfahrenplätze 2048 betrüge. Man hat auch ausgerechnet, daß in der 12. Vorfahrengene-

ration von Kaiser Wilhelm II. für 4096 theoretische Ahnenstellen wahrscheinlich nicht viel mehr als 500 verschiedene Vorfahren vorhanden sind.

In der freien Natur spielt die Inzestpaarung bei vielen Tierarten zweifellos eine sehr große Rolle. Sie vermindert gewaltig die Zahl der Vorfahrenindividuen, verglichen mit der theoretischen Zahl der Vorfahrenplätze.

Diese Dinge müssen im Auge behalten werden, wenn man versucht, sich vom Standpunkt des GALTONSchen Gesetzes vom Ahnenerbe aus die verwickelte Zusammensetzung des Gesamterbes eines Individuums vorzustellen.

Haben die GALTONSchen Gesetze in irgendeiner Form oder Modifikation und auch nur als statistische Regeln Gültigkeit, so ergibt sich aus ihnen die zwingende Schlußfolgerung, daß eine Selektion, welche durch Generationen in einer Population streng fortgesetzt wird, wirksam sein muß, d. h., daß sie den Durchschnittscharakter, den „Typus“ der Population fortschreitend in der Selektionsrichtung verschieben muß.

PEARSON demonstriert dies mit folgenden Berechnungen:

Gesetzt, die mittlere Statur einer Population sei 6'.

Es erfolge nun strenge Auswahl der Individuen, welche 6'6" groß sind. Bezeichnen wir die Abweichung der auserwählten Population vom Mittel mit a , so ist also hier $a = + 6''$.

Die Kinder der auserwählten Population bilden die erste Selektionsgeneration. Sie erben nach PEARSON von der Besonderheit ihrer Eltern durchschnittlich 0,62. Die durchschnittliche Abweichung vom Mittel beträgt bei dieser ersten Selektionsgeneration mithin $+ 0,62 a$.

Lassen wir aus der ersten Selektionsgeneration wieder nur diejenigen Individuen zur Fortpflanzung zu, welche 6'6" groß sind, so weichen ihre Kinder, die zweite Selektionsgeneration, durchschnittlich um $+ 0,82 a$ vom Mittel der Ausgangsgeneration ab.

Bei erneuter strenger Auswahl würden wir eine dritte Selektionsgeneration erhalten, deren Eltern, Großeltern und Urgroßeltern alle ohne Ausnahme 6'6" groß waren. Die Durchschnittsstatur dieser dritten Selektionsgeneration würde um $+ 0,89 a$ von der mittleren Statur der Ausgangspopulation abweichen. Nach zahlreichen Generationen würde die Abweichung von der durchschnittlichen Körpergröße der Ausgangspopulation den Durchschnittswert von $0,92 a$ erreicht haben. Das Selektionsziel würde fast erreicht sein, aber der Selektionsfortschritt würde immer kleiner und langsamer werden.

Nehmen wir nun an, die Selektion höre schon bei der ersten Selektionsgeneration auf, aber diese Generation vermehre sich in strenger Inzucht, so würde die erste Inzuchtgeneration (welche der zweiten Selektionsgeneration des vorigen Gedankenexperimentes entspricht) eine Abweichung um $0,59 a$, die zweite Inzuchtgeneration eine Abweichung um $0,56 a$, die dritte eine Abweichung um $0,52 a$ und die zehnte eine solche von $0,35 a$ von dem Durchschnitt der ursprünglichen Ausgangspopulation (6'!) aufweisen.

Würde die strenge Selektion erst etwa nach der 10. Generation aufhören, und dann Inzucht platzgreifen, so wären die Abweichungen vom ursprünglichen Mittel (6') in der ersten Inzuchtgeneration 0,86 α , in der zweiten 0,81 α , in der dritten 0,77 α und in der zehnten 0,51 α .

Das Aufhören der strengen Zuchtwahl bei Inzucht führt also einen stufenweisen Rückgang in der Ausbildung des gewählten Merkmals, eine Regression in der Richtung der Mittelmäßigkeit herbei.

Das Resultat dieser rechnerischen und gedanklichen Experimente stimmt mit vielfältigen züchterischen Erfahrungen überein.

Und nun wollen wir uns der grundlegenden Untersuchungen von JOHANNSEN über Erbllichkeit in Populationen und in reinen Linien (Genotypen) erinnern, welche die Statistik in den Dienst biologischer Forschung stellen und dem Gedankenexperiment das wirkliche Zuchtexperiment auf dem Fuße folgen lassen. Von diesem Standpunkte moderner Erbllichkeitsforschung aus wird man sich den Erfolg fortgesetzter Selektion innerhalb einer Population so erklären, daß fortschreitend die der Selektionsrichtung nicht entsprechenden reinen Linien oder Klonen (S. 16) ausgemerzt werden, bis schließlich nur die in der Selektionsrichtung extrem liegenden reinen Typen übrig bleiben. Innerhalb dieser letzteren ist die Selektion machtlos. Die Ausgangspopulation stellte nicht einen reinen Biotypus dar. Ihr Mittelwert war nicht „typisch“ im biologischen Sinne, sondern ein statistisches Zufallsprodukt einer bunten Mischung von Individuen, die verschiedenen wahren Biotypen angehören.

Falls wirklich nach Aufhören der Selektion bei Inzucht dauernde Regression zum Mittel der Stammpopulation eintritt, so wird man das so zu deuten haben, daß die Isolierung der extremen reinen Linien noch nicht vollständig durchgeführt war.

Nach PEARSON gilt das (statistische) Gesetz der GALTON'schen Regression nur für quantitativ verschiedene Merkmale, welche bei Kreuzung sich intermediär vererben. Bei alternativer (exklusiver) Vererbung soll Atavismus (Reversion) an die Stelle der Regression treten. Der Unterschied ist wohl der, daß die Regression quantitativ verschiedener Merkmale sich an den Individuen bemerkbar macht. Es weicht beispielsweise die Statur der Individuen einer Nachkommengeneration durchschnittlich nach derselben Richtung, aber in geringerem Maße, ab, nach der sich die Statur der Eltern vom Mittel der Population entfernt hatte. Bei alternativer Vererbung kommt es hingegen, wie bei GALTON'S Dachshunden, auf das Zahlenverhältnis an, in dem die qualitativ verschiedenen Merkmale der Vorfahren in einer Nachkommenpopulation auftreten. Ist die ganze Ahnenreihe der Mütter schwarz und die ganze Ahnenreihe der Väter weiß und sind diese Merkmale alternativ, exklusiv, so muß in einer großen Nachkommenpopulation annähernd die Hälfte der Individuen schwarz und die Hälfte weiß sein.

Während PEARSON streng den rein statistischen Charakter der GALTONSchen Vererbungsgesetze betont, war GALTON (1897 „The average contribution etc.“) geneigt, ihnen auch biologisch-genetische Bedeutung, Gültigkeit für individuelle Fälle, zuzuschreiben. Dies war eigentlich nicht zu erwarten von dem Verfasser jener klassischen, im Jahre 1875 erschienenen Abhandlung „A Theory of Heredity“, in der er die Lehre vom „stirp“ entwickelt, welche Grundgedanken der WEISMANNschen Vererbungstheorie in ebenso knapper wie klarer Form enthielt, freilich ohne das bis in die feinsten Einzelheiten mit so großem Scharfsinn aufgeführte komplizierte Hypothesengebäude des großen deutschen Vererbungstheoretikers. GALTONS Grundgedanke war in Übereinstimmung mit der WEISMANNschen Lehre von der Kontinuität des Keimplasmas und der Sterblichkeit des persönlichen Somas der, daß die Gameten nicht von der „Person“ erzeugt werden, daß vielmehr die Gameten die unentwickelten Geschwister der entwickelten, sie beherbergenden, aber unfruchtbaren Person sind. GALTON selbst glaubt nun, daß sein Gesetz vom Ahnenerbe nicht in Widerspruch stehe mit seiner „Stirp-Theorie“: „that the chief, if not the sole line of descent runs from germ to germ and not from person to person“. Indem er ausdrücklich den Widerspruch leugnet, verrät er, daß ihm der Gedanke an ihn doch gekommen war. Er setzt sich über die Schwierigkeit hinweg, indem er annimmt, daß „die Person im ganzen als ein guter Repräsentant des Keimes gelten darf („on the whole as a fair representative of the germ“), und daß also in diesem Falle die statistischen Gesetze, die für die Personen gelten, auch für die Keime Gültigkeit haben, obschon für individuelle Fälle mit geringerer Genauigkeit.“

Die ganze MENDELSche Vererbungsforschung bringt nun aber Tausende von aus Experiment und Statistik abgeleiteten Argumenten für die völlig unabweisliche Annahme, daß die im Soma, im Personalteil des Körpers entwickelten Anlagen ganz andere sein können als die schlummernden Anlagen in vielen von ihm beherbergten Gameten. Der Körper kann schwarz sein und doch kann die Hälfte seiner Gameten die Anlagen für weiß enthalten.

In der ebenso lebhaften wie lehrreichen Diskussion der Beziehungen zwischen nur biometrischen Vererbungsgesetzen und biologisch-physiologischen stehen auf der einen Seite als Rufer im Streite namentlich PEARSON und ein Teil seiner Schüler, besonders WELDON, auf der anderen JOHANNSEN, BATESON, DARBISHIRE, JENNINGS, PEARL u. a.

Wir schließen diesen Abschnitt mit zwei Darlegungen, welche geeignet sind, diese Beziehungen hell zu beleuchten.

Um festzustellen, ob das GALTONSche Gesetz vom Vorfahrenanteil an der Erbschaft der Nachkommen auch ein biologisches Gesetz sei und für individuelle Fälle Gültigkeit habe, stellte DARBISHIRE (1909) folgende Reihe von Versuchen an, die eine Erweiterung der klassischen MENDELSchen Kreuzungsversuche mit Erbsen sind. Er benutzte, wie schon MENDEL, als antagonistische Merkmale zunächst die Farbe (ob gelb oder grün) der Samen.

A gelb, *a* nicht gelb (grün). *A* dominiert über *a*.

Die Kreuzung einer reinen gelben Sorte *AA* mit einer reinen grünen *aa* stellt einen einfachen Fall von Monohybridismus dar. In der F_1 -Generation werden alle Samen gelb und in der F_2 -Generation spalten sie in dem charakteristischen Zahlenverhältnis von 3 : 1.

Daß dieses Zahlenverhältnis stimmt, ist speziell für die Samenfarbe der Erbsen statistisch mit großen Zahlen nachgewiesen. Nach MENDEL haben auch CORRENS, TSCHERMAK, BATESON, HURST und LOCK die MENDELSCHEN Kreuzungsversuche wiederholt und das Zahlenverhältnis geprüft. LOCK gab eine zusammenfassende Tabelle der Resultate dieser Forscher und JOHANNSEN ergänzte sie durch Berechnung der mittleren Fehler. Wir reproduzieren nachstehend die Tabelle.

	Gelbe Samen	Grüne Samen	Total <i>n</i>	Verhältniszahlen pro 4	Abwei- chungen von <i>M</i>	Mittlerer Fehler <i>m</i> der Mittel- werte
MENDEL 1865: empirisch	6022	2001	8023	3,0024 : 0,9976	0,0024	± 0,0193
theoretische Erwartung	6017,2	2005,7	8022,9	3 : 1		
CORRENS 1900: empirisch	1394	453	1847	3,0189 : 0,9811	0,0189	± 0,0403
theoretische Erwartung	1385,2	461,7	1846,9	3 : 1		
TSCHERMAK 1900: empirisch	3580	1190	4770	3,0021 : 0,9979	0,0021	± 0,0251
theoretische Erwartung	3577,5	1192,5	4770	3 : 1		
HURST 1904: empirisch	1310	445	1755	2,9858 : 1,0142	0,0142	± 0,0413
theoretische Erwartung	1316,2	438,7	1754,9	3 : 1		
BATESON u. a. 1905: empirisch	11903	3903	15806	3,0123 : 0,9877	0,0123	± 0,0138
theoretische Erwartung	11854,5	3951,5	15806	3 : 1		
LOCK 1905: empirisch	1438	514	1952	2,9467 : 1,0533	0,0533	± 0,0392
theoretische Erwartung	1464	488	1952	3 : 1		
Alle Forscher: empirisch	25647	8506	34153	3,0038 : 0,9962	0,0038	± 0,0094
theoretische Erwartung	25614,7	8538,2	34152,9	3 : 1		

Zur Erläuterung dieser Tabelle ist nur noch zu bemerken, daß die in der zweitletzten Kolonne angegebenen Abweichungen die Abweichungen vom theoretischen Zahlenverhältnis 3 : 1 sind, und daß sich die mittleren Fehler der letzten Kolonne auf die Mittelwerte beziehen, die man erhält, wenn man sie in Vierteln der Gesamtpopulationen ausdrückt (drittletzte Kolonne). — Die tatsächlichen Abweichungen vom theoretischen Zahlenverhältnis sind mit einer einzigen Ausnahme kleiner als die mittleren Fehler der Mittelwerte. Auch die Ausnahme liegt weit innerhalb der Fehlergrenzen, die man erhält, wenn man, wie üblich, den mittleren Fehler mit 3 multipliziert. Die tatsächlichen Befunde sprechen also außerordentlich zugunsten des theoretischen MENDELSCHEN Zahlenverhältnisses 3 : 1.

Das Erbsenmaterial, mit dem DARBISHIRE arbeitete, stammte aus den Zuchten von HURST. — DARBISHIRE züchtete von der Stammkreuzung einer homozygotisch gelben Erbse (*AA*) mit einer grünen Erbse (*aa*) an gerechnet durch Inzucht der Heterozygoten vier aufeinanderfolgende Generationen von gelben Heterozygoten (*Aa*). Von der zweiten Generation an (der F_2 -Generation) trat regelmäßig die Spaltung ungefähr in dem zu erwartenden theoretischen Zahlenverhältnis 3 : 1 ein. So auch in der durch Kreuzung von Heterozygoten der 4. Generation erzielten 5. Generation.

Von dieser 5. Generation benutzte er nun die im Verhältnis von 1 : 3 wieder auftretenden grünen, also rezessivmerkmaligen und demgemäß homozygotischen Erbsen (*aa*) zu den entscheidenden Kreuzungsversuchen. Diese grünen Resurgenten haben also, wir müssen das ganz besonders hervorheben, ausschließlich gelbe Eltern, gelbe Großeltern, gelbe Urgroßeltern und gelbe Ururgroßeltern als Vorfahren, wenigstens was die äußere Erscheinung dieser Erbsenpersonen anbetrifft. Wir müssen bis zu den Ururgroßeltern zurückgehen, um ein grünes und gelbes Elternpaar anzutreffen.

DARBISHIRE kreuzte nun neuerdings solche grüne Resurgenten (*aa*) oder „extracted recessives“, wie die Engländer sagen, deren Ahnenreihe vier Generationen hindurch ausschließ-

lich aus gelben Individuen bestanden hatte, mit homozygotischen gelben Erbsen der verschiedensten Herkunft. Sie stammten, die einen von China und Indien und die anderen aus Kanada, Rußland, Deutschland und Italien. Er wollte sehen, ob die lange, gelbe Aszendenz der grünen F_5 -Resurgenten auf das Resultat der Kreuzung mit gelben Homozygoten der verschiedensten Provenienz die Dominanzverhältnisse und, was wichtiger ist, die Spaltungsverhältnisse in der neuen F_2 -Generation irgendwie beeinflußt, wie das nach dem Gesetz vom Ahnenerbe doch zu erwarten wäre. Eine große Anzahl Kreuzungen ergab ein völlig negatives Resultat. Die neue F_1 -Samengeneration bestand uniform aus lauter dominantmerkmaligen gelben Samen. Und als DARBISHIRE wiederum in großem Maßstabe diese gelben F_1 -Heterozygoten untereinander kreuzte, erhielt er, nach Ausschluß einer relativ sehr geringen Anzahl von zweifelhaften Varianten, in der neuen F_2 -Generation bei einer Gesamtpopulation von 139 837 Erbsensamen 105 045 gelbe und 34 792 grüne, oder 75,12% gelbe und 24,88% grüne oder, wie in der obigen Tabelle in Vierteln ausgedrückt: 3,0048 : 0,9952, was nicht die leichteste Alteration des theoretischen Zahlenverhältnisses verrät.

In ähnlicher Weise wie die Samenfarbe untersuchte DARBISHIRE auch die Samenform, ob glatt oder runzlig, mit dem nämlichen, völlig negativen Resultat.

DARBISHIRE gelangt zu folgenden Schlußfolgerungen, deren Richtigkeit wohl kaum anzufechten ist.

Die Dominanzverhältnisse und, was wichtiger ist, die Erscheinungen der Spaltung der Merkmale in einem bestimmten Zahlenverhältnisse sind unabhängig von der Beschaffenheit der Vorfahren (und auch der geographischen Herkunft) der zur Kreuzung benutzten P_1 -Formen.

Das rezessive Merkmal, welches nach vier dominantmerkmaligen Heterozygotengenerationen in der 5. Generation wieder auftritt, erweist sich wieder als so rein, wie es bei der ursprünglichen, reinen Ausgangsform war.

Von bestimmten Vorfahrenbeiträgen an das Erbe der Nachkommen kann innerhalb der Grenzen eines erbeinheitlichen Merkmals nicht die Rede sein.

Bei dem Versuche, das Resultat eines bestimmten Zuchtversuches vorauszusagen, kann man den persönlichen, den somatischen Charakter nicht nur der Eltern und Vorfahren der Zuchtindividuen, sondern auch denjenigen dieser Individuen selbst ganz vernachlässigen. Es bewahrheitet sich vielmehr sicher nur diejenige Voraussage, welche sich auf die Theorie der genotypischen Beschaffenheit der Gameten der Kreuzlinge stützt, die mit Erbformeln operiert.

Eine letzte Illustration!

Wir nehmen an, wir wollen rein biometrisch die Erblichkeitsverhältnisse der Bänderlosigkeit bei der Gartenschnecke *Tachea hortensis* untersuchen. Wir wählen eine Kolonie aus, in der ausschließlich fünfبänderige und ungebänderte Exemplare vorkommen. Wir sammeln 1000 erwachsene ungebänderte Exemplare, isolieren jedes in der Annahme, es habe schon kopuliert, in einer Zuchtschachtel und ziehen die Nachkommenschaft groß. Ich nehme rein willkürlich an, daß ich von jeder Schnecke 100 Junge großziehen kann, und ich nehme ferner an, daß bei erfolgten Kreuzungen bei vollständiger Dominanz der Bänderlosigkeit A über den gebänderten Zustand a sich die MENDELSchen theoretischen Zahlenverhältnisse ganz exakt realisieren. Die ungebänderten 1000 Schnecken sind entweder AA , d. h. homozygotisch ungebändert oder sie sind Aa , d. h. heterozygotisch ungebändert. Sie können kopuliert haben mit aa , d. h. mit fünfبänderigen Exemplaren, mit AA , d. h. homozygotisch ungebänderten Individuen, oder mit Aa , d. h. mit heterozygotisch ungebänderten Schnecken. Ich erhalte von den 1000 ungebänderten Zuchtexemplaren 100 000 Nachkommen der ersten Generation und konstatiere, daß in dieser Nachkommenschaft 65 000 ungebänderte und 35 000 fünfبänderige Exemplare vorkommen.

Dieses statistische Resultat, das mich ohne genauere Prüfung zu der Annahme verleiten könnte, daß ungebänderte Schnecken durchschnittlich 35% fünfبänderige Nachkommen hervorbringen, kann unter der Annahme, daß die biologischen MENDELSchen Regeln zutreffen, folgendermaßen zustande gekommen sein:

					Zahl der Nachkommen	
					ungebändert	fünfbändig
600 Exemplare <i>Aa</i> (ex copula mit <i>aa</i>)	ergaben	$\left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{2} Aa \\ \frac{1}{2} aa \end{array} \right.$			30 000	—
50 „ <i>AA</i> (ex copula mit <i>aa</i>)	„	lauter <i>Aa</i>			5 000	—
200 „ <i>Aa</i> (ex copula mit <i>AA</i>)	„	$\left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{4} AA \\ \frac{1}{2} Aa \\ \frac{1}{4} aa \end{array} \right.$			5 000	—
100 „ <i>Aa</i> (ex copula <i>AA</i>)	„	$\left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{2} AA \\ \frac{1}{2} Aa \end{array} \right.$			10 000	—
50 „ <i>AA</i> (ex copula <i>AA</i>)	„	lauter <i>AA</i>			—	5 000
1000 ungebänderte Mütter	ergaben				65 000	und 35 000
					ungebänderte	fünfbändige
					Nachkommen	

Eine Kontrolle der 1000 Individualzuchten ergibt dabei, daß in 600 Zuchtbehältern sich ungebänderte und gebänderte Schnecken finden im Zahlenverhältnis 1 : 1, das für Rückkreuzung charakteristisch ist, in 200 Zuchtbehältern finden sich ungebänderte und gebänderte Schnecken im Zahlenverhältnis von 3 : 1, welches für die Kreuzung von Heterozygoten gilt, und in 200 Zuchtbehältern finden sich lauter ungebänderte Schnecken, welcher Fall eintreten muß, wenn homozygotische Dominanten sich mit homozygotischen Dominanten oder mit dominantmerkmaligen Heterozygoten kreuzen.

Wir sammeln nun in einer andern Kolonie von Gartenschnecken wiederum 1000 ungebänderte, besamte Exemplare und üben das nämliche Zuchtverfahren. Wir erhalten wiederum 100 000 Nachkommen der ersten Generation, diesmal aber sind darunter 92 500 ungebänderte und bloß 7500 gebänderte, so daß ich ohne genauere Prüfung auf die Idee kommen könnte, die Erblichkeitsverhältnisse der Bänderlosigkeit seien in dieser zweiten Kolonie ganz andere als in der ersten, vielleicht wegen einer ganz abweichenden Ahnenerbschaft.

Indessen kann dieses Zuchtergebnis bei unveränderter Gültigkeit der MENDEL'schen Regeln bloß durch eine veränderte Verteilung der Frequenzen der genotypisch verschiedenen, äußerlich übereinstimmenden Formen sehr leicht zustande kommen, wie folgende Tabelle zeigt.

					Zahl der Nachkommen	
					ungebändert	fünfbändig
100 Exemplare <i>Aa</i> (ex copula \times <i>aa</i>)	ergeben	$\left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{2} Aa \\ \frac{1}{2} aa \end{array} \right.$			5 000	—
200 „ <i>AA</i> (ex copula \times <i>aa</i>)	„	lauter <i>Aa</i>			—	5000
100 „ <i>Aa</i> (ex copula \times <i>Aa</i>)	„	$\left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{4} AA \\ \frac{1}{2} Aa \\ \frac{1}{4} aa \end{array} \right.$			20 000	—
400 „ <i>Aa</i> (ex copula \times <i>AA</i>)	„	$\left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{2} AA \\ \frac{1}{2} Aa \end{array} \right.$			2 500	—
200 „ <i>AA</i> (ex copula \times <i>AA</i>)	„	lauter <i>AA</i>			5 000	—
1000 ungebänderte Mütter	ergeben				—	2500
					20 000	—
					20 000	—
					20 000	—
					92 500	und 7500
					ungebänderte	fünfbändige
					Nachkommen	

Jeder theoretisch und praktisch geschulte Züchter würde, wenn er über die nötigen Mittel verfügte, derartige Zuchtexperimente mit Resultaten, welche mit den angegebenen theoretischen annähernd, d. h. innerhalb der mittleren Fehlergrenzen, übereinstimmen, wirklich ausführen können.

Wenn er aber auf statistischem Wege feststellen könnte, daß in einer Kolonie in der freien Natur in mehreren aufeinanderfolgenden Jahrgängen der Prozentsatz fünfjähriger Nachkommen unbänderter Mütter merklich derselbe bleibt, sagen wir 7,5%, so würde er daraus nicht den Schluß ziehen, daß dadurch die Vermutung, 7,5% fünfjährige Nachkommen sei eine gesetzliche Erbzahl, bestätigt werde; er würde vielmehr nur vermuten, daß sich innerhalb der Population ein gewisser Gleichgewichtszustand in den Frequenzen der einzelnen, sie zusammensetzenden, genotypisch verschiedenen Formen erhalten habe (vgl. hierüber Art. XIX, S. 60 des ersten Hauptteiles).

Am Schlusse seiner Abhandlung über den Unterschied zwischen physiologischen und statistischen Vererbungsgesetzen stellt DARBISHIRE etwas boshaft die in England bekannte Vexierfrage: „Warum fressen die weißen Schafe mehr als die schwarzen?“ Wer naiv die Antwort sucht, glaubt jedenfalls, daß er sagen solle, warum ein weißes Schaf im allgemeinen, durchschnittlich, mehr frißt als ein schwarzes, und er zerbricht sich den Kopf über mögliche Unterschiede im Stoffwechsel, die mit der verschiedenen Haarfarbe zusammenhängen könnten. Die Antwort lautet aber einfach: „Weil die weißen Schafe in der Mehrzahl sind!“

Anhang zum zweiten Hauptteil.

LX. Die Methode der „Auslese-Indexziffern“ von Pearl und Surface für ein objektives, unpersönliches Verfahren bei der Selektionszucht.

Diese Methode ist teilweise, aber nur zum kleinen Teil, dem Indexziffern-Verfahren entlehnt, das A. SAUERBECK (London) in die Nationalökonomie eingeführt hat, um die Schwankungen im Durchschnittspreis der wichtigsten den Markt beherrschenden Warengattungen zu veranschaulichen.

Das Verfahren von PEARL und SURFACE ist völlig unabhängig von dem biologischen Wesen des Selektionsprozesses. Es ist anwendbar für den Fall, daß die Selektion aus einer genotypisch gemischten Population reine, homozygotische Stämme, aus einem „Phänotypus“ einen genotypisch einheitlichen „Biotypus“ isoliert, und auch für den — wirklichen oder scheinbaren — Fall, daß fortgesetzte Auslese kleine „fluktuierende“ Abweichungen summiert.

Der Züchter hat nun wohl nie die Absicht, bloß ein Merkmal zu verbessern. Er will gewöhnlich mehrere Eigenschaften vervollkommen. Das ist die Aufgabe der „Edelauslese“.

Bei der Auslesezüchtung des Maises beispielsweise kann es dem Züchter in einer bestimmten Gegend darauf ankommen, die Reifezeit zu beschleunigen und er wird aber dabei zugleich bedacht sein, den Proteingehalt der Körner zu vermehren, die Größe und Gestalt der Kolben zu verbessern, die Proportionen zwischen Spindel und Körnerbesatz so günstig wie möglich zu gestalten, den Futterertrag zu erhöhen, die Keimfähigkeit zu fördern usw. usw.

Er kommt dabei sehr häufig in Verlegenheit, besonders dann, wenn ein Merkmal in der gewünschten Zuchtichtung außergewöhnlich schön ausgebildet ist, dagegen andere Eigenschaften viel zu wünschen übrig lassen. Ist ihm z. B. ganz besonders an der Frühreife gelegen, so wird er es wahrscheinlich nicht übers Herz bringen, eine Pflanze, die in dieser Beziehung allen anderen weit voraus ist, zu verwerfen, auch wenn etwa die Qualität der Kolben dem Zuchtziel ganz ungenügend entspricht.

Es wäre also wünschenswert, eine Methode ausfindig zu machen, welche erlauben würde, mehrere Charaktere bei der Veredlungsauslese in absolut unpersönlicher und unparteiischer Weise zu berücksichtigen, ohne dabei solche Individuen ganz zu verwerfen, welche zwar mit Bezug auf ein Merkmal dem züchterischen Ideal entsprechen, dagegen in anderen Charakteren den züchterischen Anforderungen nur wenig oder schlecht genügen.

Als eine solche Methode, welche vielleicht annähernd diesen Anforderungen der Objektivität entspricht, schlagen nun PEARL und SURFACE (1909, 1912) die Verwendung folgender Formel für einen

Auslese-Index vor, in der Meinung, daß sie den besonderen züchterischen Verhältnissen entsprechend abgeändert, resp. verbessert werden könne:

$$I = \frac{ax \pm by \pm cz \pm \dots \pm nw}{a^1p \pm b^1q \pm c^1r \pm \dots \pm n^1t}.$$

I bedeutet hier den Auslese-Index. Dieser ist eine einfache mathematische Funktion (d. h. hängt in seiner Größe, seinem Werte ab) von einer Anzahl (n, n^1) von veränderlichen — voneinander unabhängigen oder voneinander abhängigen, d. h. zueinander in Korrelation stehenden — Größen. Diese veränderlichen Größen, in der Gleichung mit $x, y, z \dots w$ und $p, q, r \dots t$ bezeichnet, beziehen sich auf die Werte, welche jedes der Selektion unterliegende Merkmal in jedem besonderen zu untersuchenden Falle annehmen kann. Diese Werte können bei jedem neu untersuchten Individuum oder bei jeder neuen Gruppe von Individuen wieder verschieden ausfallen, sie sind eben veränderliche, variable Größen. Im Gegensatz zu x, y, z usw., welche Buchstaben Symbole für veränderliche Größen sind, bedeuten die Buchstaben $a, b, c \dots n; a^1, b^1, c^1 \dots n^1$ konstante Größen. Auf ihre Bedeutung kommen wir gleich zurück.

Vorher wollen wir feststellen, welchen Anforderungen die Formel für den Auslese-Index gerecht werden sollte.

1. Sie sollte einfach und leicht zu berechnen sein.
2. Der Wert des Index sollte mit dem Auslesewert des Individuums (mit der Wünschbarkeit, daß es zur Nachzucht gelange) steigen.
3. Der Index sollte für kleine Abweichungen in züchterisch wichtigen Merkmalen relativ mehr empfindlich sein, als für Abänderungen nebensächlicher Charaktere. Das heißt, die Bedeutung der Unveränderlichen sollte verschieden hoch bewertet, taxiert werden.
4. Der Wert des Index sollte in dem Maße abnehmen, als sich züchterisch unerwünschte Merkmale relativ stärker ausprägen.

PEARL und SURFACE sind der Meinung, daß die Formel, die sie vorschlagen, diesen Erfordernissen hinreichend genüge.

Der 2. und 3. Forderung wird in der Formel dadurch Genüge geleistet, daß sie die Form eines Bruches hat, dessen Zähler aus denjenigen Variablen, deren Vergrößerung züchterisch wünschbar ist, zusammengesetzt wird, während der den Wert des ganzen Bruches (den Quotienten) verkleinernde Nenner von denjenigen Variablen gebildet wird, deren Vergrößerung unerwünscht ist, der Zucht-richtung entgegenläuft.

Die dritte Forderung wird dadurch erfüllt, daß jede Variable mit einer Konstanten a, b, c usw. a^1, b^1, c^1 usw. multipliziert wird, welche den relativen Auslesewert der Variablen angibt. Wenn der Auslesewert der variablen Merkmale x, y und z sich nach meiner züchterischen Absicht und nach meinem züchterischen Willen verhält wie 1 : 3 : 2, so setzen wir in der Gleichung im Zähler für die Konstanten a, b und c ihre relativen Werte 1, 3 und 2 ein und erhalten $1x + 3y + 2z$. Dadurch erhält in der Formel jedes züchterisch wertvolle Merkmal das ihm zukommende, besondere Gewicht. Genau so wird im Nenner der relative Grad des Unerwünschtseins einer jeden Variablen durch Konstanten (a^1, b^1, c^1) angegeben. Wenn ich z. B. dem Nenner die Form gebe $1p + 2q + 4r$, so will das heißen, daß mir eine Vergrößerung des Merkmals q doppelt so unerwünscht, die Vergrößerung des Merkmals r viermal so unerwünscht ist, als die Zunahme des relativ harmlosesten Merkmals. Durch die Einführung dieser Konstanten wird natürlich der Index (der Quotient) für das relative Maß des Erwünschtseins resp. Nichterwünschtseins der Vergrößerung einer Variablen besonders empfindlich. Es ergibt sich hier auch klar der Sinn der mathematischen Bezeichnung „Konstante“. Denn es ist klar, daß, wenn ein bestimmter, wohlüberlegter Ausleseplan vorliegt, wenn mir z. B. die Verbesserung des Merkmals y dreimal mehr am Herzen liegt, als die des Merkmals x , diese relative Wertschätzung konstant, beständig, ausnahmslos für alle auf ihren züchterischen Wert zu prüfenden Individuen aller Generationen anzuwenden ist.

Wir wollen die Bedeutung und Art der Verwendung der Auslese-Indexziffern an zwei Beispielen illustrieren.

Das erste bezieht sich auf Zuchtversuche in der Richtung erhöhter Fähigkeit der Henne, zahlreiche gesunde, lebenskräftige Nachkommenschaft zu erzeugen („Breeding capacity“), sagen wir kurz

das Fortpflanzungsvermögen. PEARL und SURFACE, die hierüber wichtige Untersuchungen angestellt haben, über die anderswo referiert wird, verwenden für die Beurteilung der Konkurrenzfähigkeit der einzelnen Hennen bei der Auslese folgende Formel:

$$I = \frac{5(x + y)}{p + q + 1}.$$

Es ist nun klar, daß der Auslese-Index einer Henne, von der man wissen will, ob man sie zur Nachzucht in der angegebenen Zuchtichtung verwenden darf oder nicht, erst dann bestimmt werden kann, wenn das Vermehrungsvermögen der betreffenden Henne schon durch die Erfahrung festgestellt ist. Man verfährt also so, daß man die Fortpflanzungsfähigkeit der Hennen im ersten Legejahr (dem sogenannten Kückenjahr) konstatiert und dann diejenigen auswählt, welche in einem zweiten Legejahr zur Zucht verwendet werden sollen.

In der obigen Formel bedeutet

- x = die prozentualische Zahl der von einer Henne abgelegten befruchteten Eier, die im Kückenjahr zum Ausschlüpfen kamen;
- y = die prozentualische Zahl der von der Henne tatsächlich zwischen dem 1. Februar und 1. Juni gelegten Eier, bezogen auf die Zahl, welche die Henne während dieser Periode überhaupt hätte legen können;
- p = die prozentualische Zahl der unbefruchteten Eier;
- q = die prozentualische Zahl der ausgeschlüpften Kücken (bezogen auf die Zahl der abgelegten Eier der Henne), welche in den ersten drei Wochen abstarben.

Zur genaueren Begründung der Formel $I = \frac{5(x + y)}{p + q + 1}$ müßte etwas weit ausgeholt werden.

Wir begnügen uns mit folgenden Bemerkungen. Offenbar steigt der Wert eines Huhnes als einer guten (für Nachzuchtauslese qualifizierten) Bruthenne mit zunehmender prozentualischer Zahl der ausgeschlüpfenden Kücken und mit zunehmender Zahl der während eines bestimmten Zeitraums abgelegten Eier.

Die Variablen x und y gehören also offenbar, wie in der Formel, in den Zähler. In der Formel sind beide Faktoren als gleich wichtig taxiert. Die beiden gemeinsame Konstante 5 soll angeben, daß PEARL und SURFACE beiden Merkmalen x und y die fünffache Bedeutung zuschreiben.

Es ist aber ebenso klar, daß der Selektionswert einer Henne sinkt in dem Maße, als die prozentualische Zahl ihrer unbefruchteten Eier und die Sterblichkeit der Kücken zunimmt. p und q stehen deshalb richtig im Nenner. PEARL und SURFACE haben beide Variablen gleich hoch bewertet.

In der folgenden Tabelle (S. 444) wird gezeigt, wie etwa eine für die Vornahme der Selektion ausgearbeitete Liste der Auslese-Indexziffern aussieht. Die Daten beziehen sich auf gleichaltrige Kücken der „Barred-Plymouth Rock“-Rasse, die unter den nämlichen übereinstimmenden Verhältnissen der Behausung und der Nahrung gehalten wurden. Alle Eier wurden in Brutmaschinen bebrütet.

Die Tabelle zeigt, daß der Wert des Auslese-Index sich zwischen den Zahlen 2,8 und 45,2 bewegt. Die Tabelle enthält eine Auswahl von Fällen zum Zwecke der Demonstration des Prinzips des Ausleseindex. Es könnten noch extremere Fälle angeführt werden. Die Auswahl genügt aber zu zeigen, wie groß der Spielraum ist, innerhalb welches der Auslese-Index variiert. Eine Betrachtung der einzelnen Fälle, aus denen sich die Tabelle zusammensetzt, zeigt deutlich, daß der Auslese-Index ein unzuverlässiges, unpersönliches Maß des Selektionswertes einer Henne ist. Die Henne No. 402 beispielsweise hat einen sehr niedrigen Auslese-Index (2,9), während z. B. die Henne No. 168 einen mehr als 10mal so großen Index aufweist (31,6). Die Inspektion ergibt nun in der Tat, daß von den befruchteten Eiern der Henne 402 nur 14% gegen 88% der befruchteten Eier der Henne 168 zum Ausschlüpfen kamen. Bei beiden Hennen ist die prozentualische Gesamtproduktion von Eiern während der Beobachtungsperiode annähernd gleich groß. Dagegen wird wiederum der Index der Henne 168 dadurch sehr günstig beeinflusst, daß bei ihr nur 4,7% der Eier unbefruchtet waren (variable Größe p , die in den Nenner kommt) gegen volle 30% der Henne 402. Auch die Sterblichkeit (Veränderliche q im Nenner!) der ausgeschlüpften Kücken der Henne 168 war bedeutend geringer (13,89%) als bei der Henne 402 (50%), was selbstverständlich den Auslese-Index der ersteren wiederum günstig beeinflusst. — Die

Fußringnummer des Huhnes	x Ausgeschlüpfte Küken, prozentualisch	y Eiproduktion vom 1. II. bis 1. VI. %. Siehe Text.	p Prozentsatz der unbefruchteten Eier	q Prozentsatz der während der ersten 3 Wochen gestorbenen Küken	Auslese-Index I	Fußringnummer des Huhnes	x Ausgeschlüpfte Küken, prozentualisch	y Eiproduktion vom 1. II. bis 1. VI. %. Siehe Text.	p Prozentsatz der un- befruchteten Eier	q Prozentsatz der während der ersten 3 Wochen gestorbenen Küken	Auslese-Index I
10	21	18,33	36	33,33	2,8	29	28	28,33	27	0	10,0
160	9	15,83	42	0	2,9	23	39	25,83	28	8,33	10,0
402	14	33,33	30	50,00	2,9	428	46	40,08	20	22,22	10,0
352	12	41,67	14	60,00	3,6	122	49	34,17	15	23,53	10,5
358	50	31,67	32	69,23	4,0	375	41	37,50	36	0	10,6
438	35	35,00	45	37,50	4,2	712	42	50,00	20	20,00	11,2
441	38	20,00	33	33,33	4,3	408	48	45,86	16	22,73	11,8
21	25	35,00	14	44,44	5,0	38	61	37,50	9	28,00	13,0
393	12	47,50	9	50,00	5,0	731	27	35,83	23	0	13,1
705	38	26,67	34	25,00	5,4	395	29	37,50	24	0	13,3
717	24	21,67	19	20,00	5,7	443	56	54,17	6	35,29	13,3
39	23	29,17	26	16,67	6,0	409	37	46,67	4	25,00	13,9
377	32	37,50	16	33,33	6,9	771	43	60,00	13	22,22	14,2
746	59	28,33	15	47,06	6,9	19	68	24,17	24	6,66	14,5
87	36	39,17	17	35,71	7,0	152	26	39,17	11	9,09	15,5
359	61	32,50	15	50,00	7,1	366	52	25,83	13	7,14	18,4
442	41	68,33	38	28,57	8,2	768	74	45,00	20	9,38	19,6
400	44	47,50	16	38,10	8,2	434	72	58,33	17	14,28	20,2
27	18	40,00	8,3	25,00	8,5	750	57	52,50	16	10,00	20,3
757	23	51,67	10	30,77	8,9	770	71	50,83	9,8	12,82	25,8
725	33	29,17	6	27,27	9,1	752	48	59,17	6	12,50	27,5
112	17	46,67	18	25,00	9,3	397	38	40,00	6	5,89	30,3
753	61	47,50	46	10,53	9,4	168	88	35,83	4,7	13,89	31,6
407	41	41,67	18	23,53	9,7	749	57	46,50	4	6,45	45,2

Inspektion der Tabelle ergibt ferner, daß ungefähr die Hälfte der Hennen einen Auslese-Index von 10 oder einen solchen, der größer ist als 10, aufweisen. Der Züchter wird vielleicht 10 als den Grenzwert des Auslese-Index betrachten. Hennen, deren Auslese-Index niedriger ist als 10, werden nicht zur Weiterzucht zugelassen.

* * *

Ein weiteres Beispiel, welches die Leistungsfähigkeit des Auslese-Index klarmachen soll, wollen wir mit PEARL und SURFACE (1909, 1912) dem Gebiete der *Maiszucht*, die in der exakten Erbliehkeitsforschung eine so große Rolle spielt, entnehmen. Es gibt hier, wie überhaupt wohl meist bei der Auslesezucht irgendeiner Pflanzen- oder Tierform, solche Merkmale, die jeder Züchter zu fördern oder zu eliminieren wünscht, welches auch die spezielle Zuchttrichtung sein mag, die z. B. vorwiegend durch die besonderen klimatischen und Bodenverhältnisse indiziert erscheint.

So wird jeder Maiszüchter bestrebt sein, Stämme zu züchten, deren Kolben eine gute Größe und Form haben und dicht und lückenlos mit Körnern besetzt sind, die einen guten Ertrag für eine bestimmte Kulturfläche liefern und die sich durch hohe Keimfähigkeit ihrer Samen auszeichnen usw. usw. Daneben wird jeder Züchter je nach den besonderen Verhältnissen das spezielle Schwerkgewicht bei der Veredlungsauslese hier auf Frühreife, dort auf hohen Ölgehalt der Samen, auf großen Proteingehalt usw. legen. Beispielsweise kommen bei einer Veredlungszucht von PEARL und SURFACE

gewisse Merkmale des Kolbens des Zuckermais (*Sweet Corn*, *Zea Mays-saccharata*) in Betracht. Diese Forscher züchten unter Verwendung der folgenden Formel für den Auslese-Index:

$$I = \frac{1x + 3y + 2z}{p + q + r^2}.$$

Die Variable x bedeutet die Länge des Kolbens L multipliziert mit dem Umfang Cir . Bei einem bestimmten Kolben sei beispielsweise $x = L \times Cir = 14,8 \times 12,9 = 190,9$.

Die Variable y bedeutet das prozentualische Gewicht der Körner an der Kolbenspitze und an der Kolbenbasis, bezogen auf das Gesamtgewicht aller Körner auf dem ganzen Kolben.

Bei dem untersuchten Kolben sei $y = \frac{100 \times 22,8}{97} = 23,5$.

Die Variable z bedeutet die durchschnittliche prozentualische Dicke des Körnermantels (Höhe der Körner) am Kolben und wird bestimmt, indem man den 100fachen Umfang der Spindelachse des Kolbens in der Mitte seiner Länge dividiert durch den Umfang des noch mit Körnern besetzten Kolbens an derselben Stelle und den Quotienten von 100 subtrahiert.

z sei bei dem vorliegenden Kolben $= 100 - \frac{100 \times 79}{12,9} = 38,8$.

Die Variable p bedeutet das prozentualische Gewicht der leeren (körnerentblöhten) Spindelachse, bezogen auf das Gewicht des vollbesetzten Kolbens.

p sei bei dem in Frage stehenden Kolbenexemplar $= \frac{100 \times 21}{97} = 21,6$.

Die Variable q bezieht sich auf die Form des Kolbens, ob zugespitzt oder gleichmäßig dick. q wird gemessen, indem man vom Umfang nahe der Kolbenbasis den Umfang nahe der Kolbenspitze abzieht.

Im vorliegenden Falle sei $q = 9,3 - 6,5 = 2,8$.

Die Variable r bezieht sich auf den Prozentsatz der nachgewiesenermaßen keimfähigen Samen (Körner) des Kolbens, bezogen auf die Gesamtzahl der Samen des Kolbens. Alle Samen müssen geprüft werden. Dieser Prozentsatz wird von 100 abgezogen.

Bei unserem Kolben mag die Prüfung $r = 100 - 100 = 0$ ergeben haben, d. h. alle Samen keimten, der Prozentsatz der Keimunfähigen war $= 0$.

Wir verzichten hier darauf, anzugeben, wie die Messungen und Wägungen an dem (getrockneten) Material vorgenommen werden.

Es ist klar, daß die Variablen x , y , z in den Zähler gehören, denn offenbar nimmt der Selektionswert (*ceteris paribus*) eines Maiskolbens zu

a) in dem Maße, als seine absolute Größe (Variable x) wächst;

b) in dem Maße, als auch (Variable y) die Spitze und die Basis des Kolbens immer kompletter mit Körnern besetzt ist;

c) in dem Maße, als die Dicke der Körnerhülle auf der sie tragenden Spindel (und damit die Höhe der Körner) im Vergleich zur Dicke der Spindel zunimmt (Variable z).

In der Tat finden wir diese Variablen in der Formel $I = \frac{x + 3y + 2z}{p + q + r^2}$ im Zähler. x ist dabei einfach gewertet (Konstante $a = 1$); y ist dreifach gewertet (Konstante $b = 3$) und z zweifach (Konstante $c = 2$). Das heißt PEARL und SURFACE messen der guten Besetzung der Spitze und der Basis des Kolbens mit Körnern die dreifache und der zunehmenden Dicke des Körnermantels die doppelte Bedeutung, verglichen mit der absoluten Größe des Kolbens, zu.

Es ist ferner klar, daß die Variablen p , q und r in den Nenner gehören, da sie mit zunehmendem Wert den Selektionswert eines Kolbens zunehmend herabsetzen, denn:

a) Die Spindelachse ist an und für sich wertlos, bloß die auf ihr sitzende Körnergarnitur soll durch Edelauslese verbessert und vergrößert werden. p nimmt aber in dem Maße zu, als das Gewicht und damit auch das Volumen der wertlosen Spindelachse gegenüber dem gesamten Körnergewicht zunimmt.

b) Die günstigste Gestalt des Kolbens ist die annähernd zylindrische, an dem freien Ende und an der Basis abgerundete Gestalt. Je mehr sich aber q vergrößert, um so mehr nähert sich der Kolben der weniger günstigen konischen Form.

c) Was nützt die tadelloseste Form und Garnitur des Kolbens, vom Standpunkte der Veredlungszüchtung betrachtet, wenn die Samen nicht oder nur zu einem kleinen Bruchteil keimfähig sind. Wenn aber r zunimmt, so nimmt der Prozentsatz der keimunfähigen Samen (Körner) zu. Wir verstehen, daß PEARL und SURFACE diese Variable, die möglichst zu eliminieren ist, im Nenner derart taxieren, daß ihr als Konstante der Exponent 2 beigegeben, d. h., daß sie quadriert wird.

Setzen wir nun in der Formel $I = \frac{x + 3y + 2z}{p + q + r^2}$ die für den als Beispiel gewählten Maiskolben gewonnenen Werte ein, so erhalten wir

$$I = \frac{190,9 + 3 \times 23,5 + 2 \times 38,8}{21,6 + 2,8 + 0^2} = \frac{338,1}{24,4} = 13,9.$$

* * *

Würden wir zahlreiche andere Kolben derselben Maissippe untersuchen, so würden wir uns überzeugen, daß das Exemplar, das wir zuerst untersucht haben, einen außerordentlich hohen Auslese-Index besitzt, ein — wie sich PEARL und SURFACE ausdrücken — aristokratischer Vertreter seiner Sippe ist.

* * *

Es braucht wohl nicht noch besonders betont zu werden, daß die Methode der Auslese-Indexziffern in erster Linie praktischen Wert hat. Sie verhilft uns nicht zu einer sicheren Ermittlung biologischer Gesetzmäßigkeiten. Sie gibt uns keinen sicheren Aufschluß, ob überhaupt feste Korrelationen zwischen den Variablen existieren und wenn ja, welcher Art sie sind. Die Methode enthebt uns also nicht der Notwendigkeit, durch das biologische Experiment der Frage näher zu treten und die Resultate der Versuche durch die Methoden der Biometrik der Korrelation zu prüfen, zu sichten und zu resümieren. Wohl aber ist sie geeignet, wertvolle Fingerzeige zu geben.

LXI. Heinckes Methode der kombinierten Merkmale zur Feststellung des Rassen- oder Artcharakters und der Rassenzugehörigkeit beliebiger Varianten.

Der Fall kommt wohl sehr häufig vor, so selten er biologisch einwandfrei nachgewiesen worden ist, daß zwei erblich verschiedene, genotypisch reine Formen sich so zueinander verhalten, daß die gewöhnlich zahlreichen Merkmale, durch die sie sich voneinander zu unterscheiden pflegen, alle oder doch der Mehrzahl nach eine transgressive Variabilität aufweisen. Das kommt z. B. häufig vor bei geographisch weit getrennten Lokalrassen, aber auch bei zusammenlebenden distinkten Arten (die miteinander keine fruchtbaren Nachkommen erzeugen), wie beispielsweise *Helix hortensis* und *H. nemoralis* oder *Clupea harengus* L. und *Clupea sprattus* L. (Hering und Sprott). Halten wir uns an diese beiden Fischarten. Sie unterscheiden sich durch sehr zahlreiche Merkmale, von denen wir nur fünf herausgreifen. Die mittlere Wirbelzahl beträgt beim Hering 56, beim Sprott 48; die mittlere Zahl der Kielschuppen vor der Bauchflosse ist beim Hering 28, beim Sprott 22; die mittlere Zahl der Bauchflossenstrahlen beim Hering 9 gegen 7 beim Sprott; die durchschnittliche Zahl der Pylorusanhänge beim Hering 22 gegen 8 beim Sprott. Beim ersteren ist der Vomer bezahnt, beim letzteren nicht. HEINCKE fand aber unzweifelhafte Heringe und Sprotten, die beide 50 Wirbel, beide 24 Kielschuppen vor der Bauchflosse, beide eine gleiche Zahl von Zähnen auf dem Vomer und beide gleichviel Pylorusanhänge, z. B. 10, besaßen. Ähnliche Verhältnisse werden wohl auch die verschiedenen konstanten „Landrassen“ von Getreidearten darbieten.

Die Frage, die für exakte Vererbungsstudien sehr wichtig ist oder werden kann, ist die, gibt es eine zuverlässige Methode, solche Typen, Rassen, Arten, deren einzelne Merkmale in ihrer Variation

transgredieren, sicher zu unterscheiden, und die Zugehörigkeit irgendeines beliebigen Individuums zu der einen oder anderen Gruppe verlässlich festzustellen? Diese Frage hat HEINCKE in seiner berühmten „Naturgeschichte des Herings“ sehr gründlich untersucht und an der Hand der von ihm ausgebildeten „Methode der kombinierten Merkmale“, es handelt sich zunächst um quantitativ verschiedene Merkmale, bejaht.

Wir können, um klar zu zeigen, wie groß die Leistungsfähigkeit und Tragweite einer derartigen zuverlässigen Untersuchungsmethode sein können, nichts Besseres tun, als HEINCKES Gedankengängen eng zu folgen.

Folgendes sind die Fragen, die sich HEINCKE vorlegte.

Bilden die Heringe der europäischen Meere einen einzigen unterschiedslosen Stamm, dessen Glieder oder Schwärme in dem großen Wohngebiete des Herings weite und regellose Wanderungen unternehmen? Oder zerfällt die Spezies Hering (*Clupea harengus*) in zoologisch unterscheidbare Lokalformen oder Rassen, deren jede ein bestimmtes festumschlossenes Wohngebiet hat, in dem sie regelmäßige, jährliche Wanderungen ausführt? Gibt es wenige oder viele solcher Lokalformen? Haben dieselben weitere oder engere Wohngebiete, dehnen sich ihre jährlich wiederkehrenden Wanderzüge über größere oder kleinere Strecken aus? Sind die Lokalformen für lange Zeiten konstant, d. h. sind ihre zoologischen Unterschiede erblich? Gibt es in einem und demselben Gebiete verschiedene Rassen nebeneinander, deren Laichplätze zwar getrennt sind, deren Wanderstraßen sich jedoch kreuzen und die zu Zeiten durcheinander gemischt leben? Sind z. B. der im Brackwasser laichende Frühjahrshering und der im Salzwasser laichende Herbsthering der westlichen Ostsee solche verschiedene Rassen desselben Gebiets oder sind es nur verschiedene Altersstufen einer und derselben Form, etwa in der Art, daß der Frühjahrshering eine jugendlichere Stufe des Herbstherings ist?

Zum Zwecke der Beantwortung dieser Hauptfragen waren mehrere Vorfragen biologischer Natur zu erledigen, es waren Tatsachen aus der Lebens- und Fortpflanzungsweise des Herings festzustellen, von denen die folgenden die wichtigsten sind:

1. Der Hering ist ein geselliges Herdentier, das von Geburt an in mehr oder weniger dichten Schwärmen lebt. Diese Art des Auftretens steht in engem Zusammenhang mit der wesentlich aus Kopepoden und ähnlichen tierischen Organismen des Planktons bestehenden Nahrung des Herings.
2. Der Hering ist als Spezies weder an eine bestimmte Beschaffenheit des Meerwassers (Salzgehalt und Temperatur), noch an eine spezifisch bestimmte Art der Nahrung gebunden.
3. Der Hering legt im Gegensatz zu allen seinen Gattungsverwandten Eier, die an einer Unterlage kleben. Der Hering als Spezies ist auch beim Laichen an keine feste Regel gebunden, weder in der Tiefenlage der Laichplätze, noch in der Zeit des Laichens, die in alle Monate des Jahres fallen kann, noch in der Wassertemperatur auf den Laichplätzen (3–20° C und mehr).
4. Innerhalb eines kleinen Gebietes verlaufen dagegen die zyklischen Lebensvorgänge der dort zur Beobachtung gelangenden Heringe (des Herings als Lokalform) jahraus jahrein mit immer wiederkehrender Regelmäßigkeit: In der westlichen Ostsee z. B. haben die Heringe jahraus jahrein ihre festbestimmten Laichplätze mit bestimmter Beschaffenheit des Wassers nach Temperatur und Salzgehalt und bestimmter Beschaffenheit der Nahrung; die Schwärme sind regelmäßig in diesen Monaten hier, in jenen dort anzutreffen.
5. Jeder fortpflanzungsfähige Hering laicht nur einmal in jedem Jahre. Auf jedem Laichplatz in irgendeiner Gegend wird nur einmal im Jahre gelaicht.
6. Die Dauer der Entwicklung hängt beim Hering wie bei anderen Tieren von der Temperatur des Brutwassers ab.

Gestützt auf diese Feststellungen glaubt HEINCKE mit großer Sicherheit definieren zu können, was man unter einer Lokalform oder besser unter einer Rasse des Herings zu verstehen hat: Eine Rasse bilden nach seiner Ansicht offenbar solche Schwärme, die an bestimmter, mehr oder weniger nahe gelegenen Laichplätzen von gleicher oder sehr ähnlicher Beschaffenheit des Bodens und des Wassers zu gleicher Jahreszeit ihre Eier absetzen, dann verschwinden und im nächsten Jahre zu gleicher Zeit in gleichem Reifezustand wiederkehren. Solche Laichschwärme bilden gleichsam die erste systematische Kategorie des Herings. HEINCKE ist sich klar bewußt, daß noch das Erblichkeitsmoment hinzutreten hat. Um die Erblichkeit des Rassencharakters nachzuweisen, müßte man, sagt er, solche

Laichschwärme in verschiedenen, durch angemessene Zwischenperioden getrennten Jahren untersuchen. Er selbst hat eine solche Untersuchung für Laichschwärme der Schley aus dem Jahre 1877, 1878, 1888 und 1891 durchgeführt.

Wir wollen uns hier eine Zwischenbemerkung gestatten. Auch uns erscheint wahrscheinlich, daß die Laichschwärme konstante Rassen repräsentieren, zwischen welchen Vermischungen in größerem Maßstabe wohl nicht oder nur selten vorkommen. Allein den sicheren Nachweis (im Sinne der modernen, exakten Erblchkeitsforschung) könnte nur die Individualzucht, die Stammbaumzucht, leisten. Inzucht extremer Varianten müßte dann eine Nachkommenschaft vom gewöhnlichen Durchschnittscharakter des Laichschwarmes ergeben. Solche Versuche lassen sich aber wohl kaum durchführen. So bleibt die Möglichkeit bestehen, daß der Typus der Laichschwärme ein Phänotypus ist, eine gemischte Population von genotypisch verschiedenen Elementen, in der aber die Mischung in einem gewissen Gleichgewichtszustande verharrt.

Die Hauptforderung (zugleich die Hauptschwierigkeit) war nun aber die einer genauen Beschreibung des die Rasse repräsentierenden Laichschwarmes. Diese Beschreibung muß das Wesen der Rasse wiedergeben, und zwar so genau, daß der Laichschwarm jederzeit daran wiederzuerkennen ist, möge er sich nach Beendigung des Laichgeschäftes an irgendeiner anderen Stelle seines Wohngebietes befinden oder im nächsten Jahre zum Laichen an den gewohnten Platz zurückkehren. Die Beschreibung

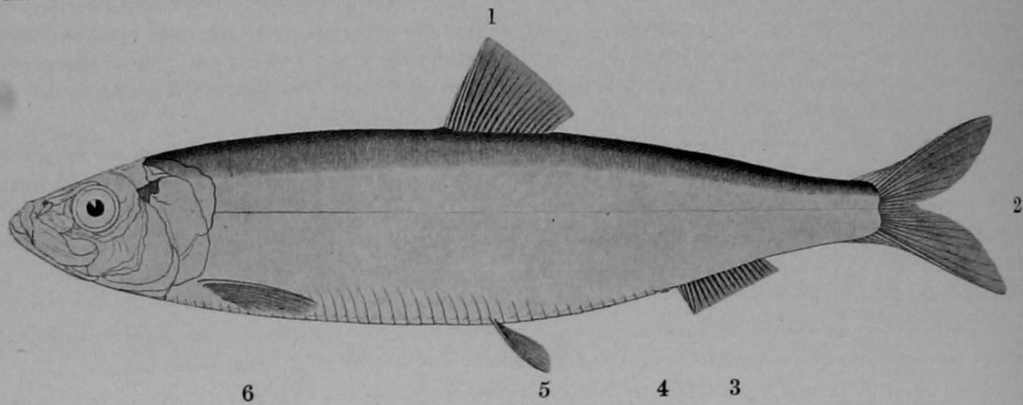


Fig. 112.

Frühjahrshering von Rügen. $\frac{4}{7}$ natürlicher Größe. Nach F. HEINCKE, 1898. 1 Rückenflosse; 2 Schwanzflosse; 3 Afterflosse; 4 After; 5 Bauchflosse; 6 Brustflosse.

muß auch so sein, daß es möglich sein soll, für jedes beliebige Heringindividuum (dessen Fundort und Fundzeit man vorläufig nicht kennt) die Zugehörigkeit zu einer bestimmten Rasse mit großer Sicherheit nachzuweisen. Altersverschiedenheiten, Geschlechtsdifferenzen usw. müssen natürlich genau ermittelt und in Rechnung gesetzt werden.

Der genannten Hauptforderung genügt nun HEINCKES Methode der kombinierten Merkmale, die sich auf die Wahrscheinlichkeitsrechnung stützt und die von der als zutreffend erkannten Voraussetzung ausgeht, daß die einzelnen Eigenschaften voneinander unabhängig variieren, und daß die Variation eines jeden Merkmals dem Gesetz des Zufalls folgt, also durch eine annähernd symmetrische Binomialkurve (GAUSSsche Fehlerkurve) repräsentiert wird.

Als Merkmale, die uns zur Demonstration der Methode dienen sollen, wählen wir a) die Zahl der Wirbel, b) die Zahl der Kielschuppen hinter der Bauchflosse bis zum After (Fig. 112, 5—4), c) die Zahl der Flossenstrahlen der Rückenflosse (Fig. 112, 1). Diese Merkmale verändern sich beim Individuum von dem Zeitpunkte an nicht mehr, wo es seine ausgebildete Körperform erhält.

A. Verwertung des Merkmals Wirbelzahl.

Es seien drei verschiedene Heringsrassen A, B und C gegeben, die sich in der Zahl der Wirbel folgendermaßen verhalten:

Variantenklassen (Zahl der Wirbel)	53	54	55	56	57	58
Frequenz in % der Population. Rasse A	2	5	44	40	9	—
„ „ % „ „ „ B	—	—	7	46	46	1
„ „ % „ „ „ C	—	—	—	24	56	20

Man sieht also, dieses Merkmal allein, die Wirbelzahl, genügt nicht, um die Zugehörigkeit eines Fisches zu der einen oder anderen Rasse festzustellen. Ein Hering, der 56 oder 57 Wirbel hat, kann sowohl zur Klasse A als zur Klasse B als zur Klasse C gehören. Aber es ist klar, daß die Wahrscheinlichkeiten, daß er zu einer derselben gehört, nicht gleich sind. Diese Wahrscheinlichkeiten wA , wB , wC verhalten sich zueinander folgendermaßen:

$$\begin{aligned} \text{Bei einem Hering mit 56 Wirbeln, } wA : wB : wC &= 0,40 : 0,46 : 0,24 \\ \text{„ „ „ „ 57 „ „ } wA : wB : wC &= 0,09 : 0,46 : 0,56 \end{aligned}$$

(Als Wahrscheinlichkeit w für das Eintreten eines Ereignisses, oder im vorliegenden Fall für die Zugehörigkeit zu einer der drei Klassen, bezeichnet man die Anzahl der für das Eintreten günstigen Fälle durch die Anzahl der möglichen Fälle dividiert. Die Anzahl der möglichen Fälle ist 100%. Die Anzahl der beispielsweise bei der Rasse A für das Vorkommen der Wirbelzahl 55 günstigen Fälle ist 44%, also ist die Wahrscheinlichkeit w in diesem Falle $\frac{44}{100} = 0,44$ usw. Wäre die Wahrscheinlichkeit $w = 1$, so wäre die Zugehörigkeit eines Herings mit 55 Wirbeln zur Klasse A (das Eintreten des Ereignisses) sicher, wäre sie 0, so wäre ebenso sicher, daß der Fisch der Rasse A nicht angehört. Der Wert w liegt also innerhalb der Grenzen 1 und 0. Ist $w = \frac{1}{2}$ resp. 0,5, so heißt das, daß das Eintreten eines Ereignisses nicht weniger und nicht mehr wahrscheinlich ist, als das Nichteintreten. (Die Gleichung $w = 0,5$ ist der Ausdruck für völlige Unsicherheit.)

Bei der Beurteilung der Wahrscheinlichkeiten wA , wB , wC usw. beim Vorkommen einer bestimmten prozentualischen Zahl von Wirbeln muß man sich aber stets erkundigen, wie groß n , die Gesamtzahl der beobachteten Varianten, ist. Ist n sehr klein, hätten wir also z. B. von der Rasse C nur 10 Heringsindividuen untersucht, so könnten die 56% Individuen mit 57 Wirbeln eine reine Zufallsmehrheit sein, wie wir ja wiederholt dargelegt haben.

B. Verwertung des Merkmals: Zahl der Kielschuppen hinter der Bauchflosse.

Variantenklassen (Zahl der Kielschuppen)	12	13	14	15	16
Frequenz % Rasse A	4	32	51	12	1
„ % „ B	—	8	31	53	8
„ % „ C	3	10	63	20	4

Es kann also ein Hering mit 13 oder 14 oder 15 oder 16 Kielschuppen sowohl zur Rasse A, als zur Rasse B, als zur Rasse C gehören.

Die Wahrscheinlichkeiten, daß ein Hering mit 13, 14, 15 oder 16 Kielschuppen zu einer der drei Rassen gehört, sind also folgende:

$$\begin{aligned} \text{Bei einem Hering mit 13 Kielschuppen, } wA : wB : wC &= 0,32 : 0,08 : 0,10 \\ \text{„ „ „ „ 14 „ „ } wA : wB : wC &= 0,51 : 0,31 : 0,63 \\ \text{„ „ „ „ 15 „ „ } wA : wB : wC &= 0,12 : 0,53 : 0,20 \\ \text{„ „ „ „ 16 „ „ } wA : wB : wC &= 0,01 : 0,08 : 0,04 \end{aligned}$$

C. Verwertung des Merkmals: Zahl der Strahlen der Rückenflosse.

Wir nehmen an, die Statistik habe für die drei Rassen folgende Variationsreihen ergeben:

Variantenklassen (Zahl der Flossenstrahlen)	16	17	18	19	20	21
Frequenz prozentualisch (%) Rasse A	1	5	55	34	5	—
„ „ (%) „ B	—	13	70	17	—	—
„ „ (%) „ C	—	2	43	47	7	1

Es kann also ein Hering mit 17 oder 18 oder 19 Rückenflossenstrahlen ebensogut zur Rasse A, wie zur Rasse B oder zur Rasse C gehören.

Die Wahrscheinlichkeiten, daß ein Hering mit 17 oder 18 oder 19 Flossenstrahlen zu einer der drei Rassen gehört, sind folgende:

Bei einem Hering mit 17 Flossenstrahlen	$wA : wB : wC = 0,05 : 0,13 : 0,02$
„ „ „ „ 18 „	$wA : wB : wC = 0,55 : 0,70 : 0,43$
„ „ „ „ 19 „	$wA : wB : wC = 0,34 : 0,17 : 0,47$

Es bringt mir nun jemand einen Hering mit 57 Wirbeln, 13 Kielschuppen und 18 Flossenstrahlen und verlangt von mir, daß ich ihm sage, zu welcher von den drei Rassen das Tier gehöre. Kann ich ihm auf diese Frage eine zuverlässige Antwort geben und wie stelle ich das an? Jedes einzelne Merkmal für sich allein ist ja nicht entscheidend, denn 57 Wirbel oder 13 Kielschuppen oder 18 Flossenstrahlen können bei jeder Rasse vorkommen. Immerhin sind die Wahrscheinlichkeiten verschieden. Berücksichtige ich allein die Wirbelzahl, bei unserem Hering 57, so ist die Wahrscheinlichkeit am größten (nämlich 0,56), daß das Exemplar zur Rasse C gehört.

Berücksichtige ich bloß die Kielschuppenzahl, bei dem vorliegenden Hering 13, so ist die Wahrscheinlichkeit am größten (nämlich 0,32), daß er zur Rasse A gehört.

Berücksichtige ich bloß die Zahl der Rückenflossenstrahlen, bei dem vorliegenden Exemplar 18, so ist die Wahrscheinlichkeit am größten (sie beträgt 0,70), daß das Tier zu der Rasse B gehört.

Wie komme ich aus dieser Schwierigkeit heraus?

Ich erinnere mich des Satzes aus der Wahrscheinlichkeitsrechnung, welcher lautet:

„Die Wahrscheinlichkeit für das Zusammentreffen zweier oder mehrerer voneinander unabhängiger Ereignisse ist gleich dem Produkt aus den Wahrscheinlichkeiten der einzelnen Ereignisse.“ Man nennt das „zusammengesetzte Wahrscheinlichkeit“ und gerade eine solche liegt hier vor.

Die Wahrscheinlichkeiten, daß die „drei Ereignisse“: Entstehung von 57 Wirbeln, Bildung von 13 Kielschuppen und Entwicklung von 18 Rückenflossenstrahlen, zusammentreffen, sind nun offenbar, nach dem angeführten Satze, folgende:

$$\left. \begin{array}{l} 57 \text{ Wirbel} \dots\dots\dots \\ 13 \text{ Kielschuppen} \dots\dots\dots \\ 18 \text{ Flossenstrahlen} \dots\dots\dots \end{array} \right\} \begin{array}{l} wA : wB : wC = 0,09 \times 0,32 \times 0,55 : 0,46 \times 0,08 \times 0,70 : 0,56 \times 0,10 \times 0,43 \\ = 0,0158 : 0,0259 : 0,0241. \end{array}$$

Die größte Wahrscheinlichkeit (0,0259) wäre also die, daß ein Hering mit 57 Wirbeln, 13 Kielschuppen und 18 Flossenstrahlen zu der Rasse B gehört, die geringste, 0,0158, daß ein solcher Hering zu der Rasse A gehört. Die Wahrscheinlichkeiten für die Zugehörigkeit zur Rasse B (0,0259) oder zur Rasse C (0,0241) unterscheiden sich nur wenig und man wird darüber im Zweifel sein, ob der Unterschied groß genug ist, um eine sichere Beantwortung der Frage nach der Rassenzugehörigkeit des Exemplars in dem Sinne zu gestatten, daß es der Rasse B angehöre. Der Grad der Sicherheit hängt hier in erster Linie (Genauigkeit der Beobachtungen und Vergleichbarkeit derselben selbstverständlich vorausgesetzt) von der absoluten Größe von n , der Gesamtzahl der für die Frequenzstatistik einer Merkmalskategorie verwendeten Individuen (Varianten) und damit von der Größe des wahrscheinlichen oder mittleren Fehlers der Einzelbeobachtung ab.

Sollte sich die statistische Grundlage als zu wenig sicher erweisen, bin ich aber nicht in der Lage, sie zu erweitern, so ist der sicherste Ausweg aus der Schwierigkeit, den ich beschreiten kann, der, daß ich weitere Eigenschaften herbeiziehe, durch welche sich die drei Rassen, wenn auch unter transgressiver Variation, unterscheiden. HEINCKE hat bei jeder Rasse an jedem Individuum meistens 20 und mehr Eigenschaften bestimmt. Die Wahrscheinlichkeit, daß ein bestimmter Hering zu irgendeiner Rasse gehört, ist also ein Produkt von 20 und mehr Faktoren, deren Zahlenwert zwischen 1 und 0 liegt. Jeder Faktor mehr (jede weitere herbeigezogene Eigenschaft) erhöht die Sicherheit der Bestimmung, wie folgende Überlegungen zeigen.

Wir wissen (und HEINCKE hat dies auch für den Hering festgestellt), daß bei den Individuen einer Rasse die Abweichungen vom Mittelwert eines Merkmals, einer Eigenschaft, im allgemeinen zufällig sind, sich nach der Zufallskurve, der GAUSSschen Fehlerkurve, der theoretischen Binomialkurve (alle diese Bezeichnungen sind synonym) um den Mittelwert gruppieren. Es geht daraus, wie wir schon wissen, hervor, daß, wenn wir eine Anzahl von Individuen auf zwei Eigenschaften unter-

suchen, der häufigste Fall die Kombination der annähernden Mittelwerte der beiden Eigenschaften sein wird und die Kombination der stärkeren Abweichungen (im gleichen Sinne oder im entgegengesetzten Sinne) wiederum nach den Gesetzen des Zufalls um so seltener sein wird, je größer die Abweichungen. Kombinationen der Extreme, also Kombination eines Minusextrems der Eigenschaft *A* mit einem Plusextrem der Eigenschaft *B*, oder eines Minusextrems der Eigenschaft *A* mit einem Plusextrem der Eigenschaft *B* und vice versa, kommen fast niemals vor. (Vergl. S. 365 ff.) Zieht man mehr Eigenschaften als zwei heran, so wird die Kombination extremer Variationen im Verhältnis zur Zahl der Eigenschaften immer seltener, was die tatsächliche Erfahrung stets bestätigt. In jedem Individuum kommen in den verschiedenen Eigenschaften Abweichungen der allerverschiedensten Größe vor, immer jedoch derart, daß die meisten Eigenschaften kleinere Abweichungen von ihren Mittelwerten zeigen, die wenigsten große. Mit anderen Worten: Die verschiedenen Eigenschaften eines Individuums zeigen in der Größe ihrer Abweichungen vom Mittel eine ähnliche binomiale (durch die Fehlerkurve charakterisierte) Verteilung wie die Individuen einer Rasse in jeder einzelnen Eigenschaft.

Bei Herbeiziehung zahlreicher Merkmale wird die Aufgabe der „Bestimmung“ eines Individuums wohl immer dadurch erleichtert, daß Transgressionen in der Variabilität nicht in allen Merkmalen und nicht bei allen Rassen vorkommen. Kommt beispielsweise eine stark extreme Variante eines Merkmals der Rasse *A* bei der Rasse *B* niemals (oder genauer: soweit die Erfahrung reicht, niemals) vor, so ist die Wahrscheinlichkeit, daß eine mit dem extrem ausgebildeten Merkmal behaftete Variante zu der Rasse *B* gehört = 0 (oder annähernd 0). Die Rasse *B* kommt also nicht in Betracht. Hat ein Hering 60 Wirbel, so scheiden auf diese Weise, per exclusionem, nach HEINCKE fast alle Rassen aus, fallen außer Betracht, mit Ausnahme des norwegischen Frühjahrsherings, bei dem die Wahrscheinlichkeit einer solchen Zahl noch 0,02 ist.

Hat ein Hering nur 11 Kielschuppen hinter der Bauchflosse, so scheiden die meisten Herbst- oder Seeheringe der Nordsee aus usw. Das Individuum muß schließlich derjenigen Rasse zugezählt werden, für die das Produkt der Wahrscheinlichkeiten aller seiner Eigenschaften das größte ist. Es kommt also nur auf die relative Größe dieses Produktes an.

Es geht aus den vorstehenden Erörterungen ohne weiteres hervor, daß wir, wenn zwar zur sicheren Bestimmung eines Individuums die Untersuchung sehr vieler Eigenschaften nötig ist, auch mit Berücksichtigung weniger zahlreicher Eigenschaften eine sichere Bestimmung ausführen können, dann nämlich, wenn uns mehrere Individuen zur Verfügung stehen, von denen es sicher ist, daß sie einer und derselben Rasse angehören, z. B. nach der Ansicht HEINCKES mehrere Individuen eines und desselben Laichschwarmes.

* * *

Anstatt der Methode, zur Bestimmung eines Individuums die Wahrscheinlichkeiten der Abweichungen in den einzelnen Eigenschaften desselben für jede einzelne Rasse miteinander zu multiplizieren und das Individuum jener Rasse zuzuteilen, die das größte Produkt der Wahrscheinlichkeiten ergibt, hat HEINCKE noch ein anderes, in seinen Resultaten mit dieser übereinstimmendes Verfahren eingeschlagen. Es beruht auf der Methode der kleinsten Quadrate, die wir schon zur Bestimmung der Standardabweichung S. 273 ff. angewendet haben.

Nach diesem Verfahren, zu dessen Begründung wir auf HEINCKES Werk verweisen wollen, geschieht die Bestimmung irgendeines gegebenen Individuums, d. h. die Zuweisung zu einer Rasse (vorausgesetzt ist, es seien uns alle in Betracht kommenden Rassen in den Kombinationen der Mittelwerte ihrer Merkmale genügend bekannt) durch Bestimmung der Summe der Quadrate aller Abweichungen ($\sum p \alpha^2$) seiner Eigenschaften von den Mittelwerten aller in Betracht kommenden Rassen. Das Individuum gehört zu derjenigen Rasse, für die die Summe der Quadrate der Abweichungen

oder das mittlere Quadrat seiner Abweichungen (HEINCKES „mittleres Fehlerquadrat“) $\frac{\sum p a^2}{n}$ am kleinsten ist.

Wollen wir das Verfahren durchführen, so müssen wir uns daran erinnern, daß die Werte für a , Abweichungen vom Mittelwert, vergleichbar gemacht werden müssen. Bei der einen Eigenschaft, z. B. Wirbelzahl, wird a in Wirbeleinheiten ausgedrückt, in einem anderen Falle gibt a die Abweichung in Einheiten von Flossenstrahlen, in einem dritten in Kielschuppeneinheiten, in einem vierten in Millimetern, in einem fünften in Gramm usw. an. a gibt absolute benannte Werte an. Es handelt sich darum, ein allgemeines Maß für die Varianten (hier die Eigenschaften) zu erhalten. HEINCKE schlägt nun vor, die absoluten Werte von a durch solche zu ersetzen, bei denen die Einheit für a in Einheiten des wahrscheinlichen Fehlers der Einzelwerte, der Einzelvarianten oder, was dasselbe sagen will, in Quartileinheiten (Q) ausgedrückt sind. Das gesuchte Einheitsmaß wäre also $\frac{a}{Q}$, und Q ist, wie wir von früher her wissen, das 0,6745-fache der Standardabweichung σ .

Wir würden es auch hier vorziehen, wie schon früher (S. 288 ff), die Abweichungen (a) der Varianten vom Mittel in Standardabweichungseinheiten auszudrücken. Das einheitliche Maß wäre also dann $\frac{a}{\sigma}$.

Wir wollen nun versuchen, eine Anleitung zur Durchführung des HEINCKESchen Verfahrens des kleinsten mittleren Fehlerquadrates $\frac{\sum p a^2}{n}$ zu geben.

Die untersuchten Eigenschaften mögen E heißen, die erste Eigenschaft E_1 (z. B. Wirbelzahl), eine zweite Eigenschaft E_2 (z. B. Zahl der Rückenflossenstrahlen), eine dritte Eigenschaft E_3 (z. B. Zahl der Kielschuppen zwischen Bauchflossen und After), eine n -te Eigenschaft E_n .

Die in Betracht fallenden, hinreichend genau untersuchten Rassen sollen mit A, B, C, D, E usw. bezeichnet werden, z. B.:

- Rasse A = Der Seehering von Bohuslän,
- „ B = Der Hering der Jütlandbank,
- „ C = Der Herbsthering der schottischen Küste (Fair-Insel),
- „ D = Der Frühjahrshering (Küstenhering) von Bohuslän,
- „ E = Der norwegische Frühjahrshering,
- „ F = Der Herbsthering des Kattegats (Varberg).

Von diesen Rassen kenne ich den Mittelwert M für eine ganze Anzahl von Eigenschaften durch Untersuchung von 20 bis 60 Exemplaren einer jeden Rasse, also

$ME_1A, ME_2A, ME_3A, ME_4A$ usw.
 $ME_1B, ME_2B, ME_3B, ME_4B$ usw.
 $ME_1C, ME_2C, ME_3C, ME_4C$ usw.
 usw. usw.

Ich soll nun feststellen, ob ein mir vorgelegtes Heringexemplar wirklich, wie etwa von vornherein zu erwarten wäre, zu einer der Rassen $A-F$ gehört und, wenn ja, zu welcher.

Zu diesem Zwecke muß ich möglichst viele jener Eigenschaften E untersuchen, durch welche sich Heringsrassen zu unterscheiden pflegen. Ich bestimme also die Werte für E_1 (Wirbelzahl), E_2 (Zahl der Rückenflossenstrahlen), E_3 (Zahl der Kielschuppen) usw. bei diesem Heringsindividuum.

Habe ich diese Arbeit ausgeführt, so vergleiche ich den für jede Eigenschaft gefundenen absoluten Wert mit dem Mittelwert der nämlichen Eigenschaft einer jeden der Rassen A, B, C, D usw. und bestimme so die Abweichung $\pm a$ der Eigenschaft des zu bestimmenden Individuums von dem Mittelwert M dieser Eigenschaft bei den Rassen A, B, C, D usw. Und so verfähre ich mit möglichst vielen Eigenschaften, E_1, E_2, E_3, E_4 usw.

Ich erhalte also:

$aE_1A, aE_2A, aE_3A, aE_4A$ usw.
 $aE_1B, aE_2B, aE_3B, aE_4B$ usw.
 $aE_1C, aE_2C, aE_3C, aE_4C$ usw.
 usw. usw.

Nun werden alle diese Abweichungen a von den Mittelwerten der entsprechenden Eigenschaften der verschiedenen Rassen (in Quartileinheiten ausgedrückt) quadriert und für jede Rasse addiert (summiert). Sodann wird die Summe durch n , hier die Zahl der verglichenen Eigenschaften, dividiert, alles nach der Formel $\frac{\sum p a^2}{n}$, das ist das mittlere Quadrat aller Abweichungen (das mittlere Fehlerquadrat) des zu bestimmenden Individuums, bezogen auf die Rassen A, B, C, D usw.

p (die Anzahl der Varianten einer Klasse, einer Rubrik) kann ich hier weglassen, da p immer = 1 ist; jede Rubrik wird hier von einer besonderen Eigenschaft gebildet und jede Eigenschaft kommt nur einmal vor.

Ich hätte also zu berechnen $\frac{\sum a^2}{n}$ für die Rassen A, B, C usw.

$$\text{Offenbar ist } \frac{\sum a^2}{n} A = \frac{a^2 E_1 A + a^2 E_2 A + a^2 E_3 A + a^2 E_4 A + \dots + a^2 E_n A}{n}$$

$$\frac{\sum a^2}{n} B = \frac{a^2 E_1 B + a^2 E_2 B + a^2 E_3 B + a^2 E_4 B + \dots + a^2 E_n B}{n}$$

usw.

Habe ich für alle Rassen (A, B, C, D, E, F usw.) die Werte der mittleren Fehlerquadrate ausgerechnet, so suche ich unter diesen den kleinsten aus, denn ich habe das Individuum zu derjenigen Rasse zu rechnen, für die das mittlere Fehlerquadrat am kleinsten ist. Ist der Wert für $\frac{\sum a^2}{2} B$ am kleinsten,

so werden wir das Individuum als zur Rasse B (im vorliegenden Falle ist es der Jütlandbankhering) gehörig betrachten oder doch zum mindesten annehmen, daß es unter allen bekannten Rassen am nächsten mit dieser verwandt ist. Die Wahrscheinlichkeit, daß das Individuum zu einer noch unbekannten Rasse gehört, ist um so geringer, je weniger sich sein mittleres Fehlerquadrat von dem Mittel aller Fehlerquadrate der sämtlichen Individuen, die von der „zum mindesten nächstverwandten“ Rasse untersucht wurden, entfernt.

Wenn man nun anstatt eines einzigen Individuums deren mehrere oder viele zur Verfügung hat, die sicher zu einer und derselben Rasse gehören (z. B. Angehörige eines und desselben Laichschwarmes sind), so verfährt man genau in derselben Weise, mit dem Unterschied jedoch, daß man anstatt des absoluten Wertes einer jeden Eigenschaft des einzelnen Individuums, den Mittelwert einer jeden Eigenschaft aller disponiblen Individuen auf die Mittelwerte der Eigenschaften der in Frage kommenden Rassen bezieht. Ist der Mittelwert der verschiedenen Merkmale einer Rasse auf Grund eines sehr großen statistischen Materials berechnet, ist n sehr groß, habe ich Tausende von Individuen einer Rasse untersucht, so ist der mittlere Fehler m des gewonnenen Mittelwertes M , wie wir wissen, sehr klein, d. h. der empirische Mittelwert nähert sich außerordentlich dem „wahren“ Mittelwert. Untersuche ich nun sehr zahlreiche Exemplare eines neuen Laichschwarmes, so müssen selbstverständlich die Mittelwerte seiner Eigenschaften außerordentlich genau mit den schon bekannten Mittelwerten derjenigen Rasse übereinstimmen, zu der der Laichschwarm gehört, so daß sich, wenn n in beiden Populationen ungeheuer groß wäre, das mittlere Fehlerquadrat beider Populationen der Null sehr stark nähern würde.

Um zu zeigen, welche Bedeutung, welche praktischen Erfolge, die im vorstehenden dargelegte HEINCKESche Methodik haben kann, wollen wir den Fall des Seeherings von Bohuslän herausgreifen. Jährlich erscheint im Skagerak, an der Bohusküste im Südwesten von Schweden, im Spätherbst, in großen Scharen ein Hering, der teils laichreif, meistens aber vor kurzem ausgelaicht ist, also ein „Herbsthering“. Es ist ein „Seehering“, weil er aus der offenen See kommt. Im Gegensatz zu diesem Herbsthering laicht im Frühjahr in den Schären und Flußmündungen jener Küste (Bohuslän) ein und Seehering laicht zu Ende des Winters die Küste wieder. Bei der großen volkswirtschaftlichen Bedeutung der Heringsfischerei an der Bohuslänküste erschien begreiflicherweise seit altem die Frage wichtig, woher dieser Herbst- und Seehering kommt, wo er laicht, wohin er nach Verlassen der Küste wieder geht, usw. Vielfach hatte man, für diesen wie für andere Heringsstämme

weite Wanderungen, etwa vom Ozean her, angenommen. Andererseits war die Ansicht geäußert worden, daß der Herbst-Seehering von Bohuslän auf der Jütlandbank (im Nordwesten von Jütland, Dänemark) oder an deren Abhängen nach dem Skagerak, laiche. Um diese Frage zu entscheiden und zugleich um die Richtigkeit seiner Rassentheorie zu kontrollieren, prüfte HEINCKE mit seiner Methode ca. 30 laichreife Heringe der Jütlandbank (Rasse B), 50 ausgelachte Herbst-Seeheringe von Bohuslän (Rasse A), 20 laichreife Frühjahrs-Küstenheringe von Bohuslän (Rasse D), 61 nahezu laichreife Herbstheringe der schottischen Küste (Fair-Inseln, Rasse C), 53 laichreife norwegische Frühjahrsheringe (Rasse E) und 30 laichreife Herbstheringe des Kattegats (Varberg, Rasse F). Die für die Frage außerordentlich wichtigen Herbstheringe der Südküste Norwegens, z. B. des Christianfjords, hat er leider nicht untersuchen können. Die Resultate der Untersuchung sind in folgender Tabelle zusammengestellt:

Mittlere Fehlerquadrate $\left(\frac{\sum a^2}{n}\right)$ des Herbst-Seeherings von Bohuslän, Rasse A, bezogen auf folgende Rassen:

Bei Untersuchung	Rasse B Jütland- bank	Rasse C Schottland	Rasse D Bohuslän, Frühjahrs- hering	Rasse E Norwegen	Rasse F Kattegat
von 9 Eigenschaften	0,31	0,28	0,36	0,52	0,84
von diesen 9 + 4 weiteren = 13 Eigenschaften . . .	0,28	0,34	0,44	0,43	
von diesen 13 + 3 weiteren = 16 Eigenschaften . . .	0,24	0,38	0,50		

Es zeigt sich also, daß, mit einer einzigen Ausnahme, die kleinsten mittleren Fehlerquadrate auf die Heringe der Jütlandbank fallen. Diese eine Ausnahme ist die, daß bei der Kombination von nur 9 Eigenschaften das Minimum nicht auf die Jütlandbank (0,31), sondern auf Schottland (0,28) fällt. Nimmt man aber zunächst noch 4 neue und dann noch 3 weitere neue Eigenschaften hinzu, so zeigt sich, daß das mittlere Fehlerquadrat für die Jütlandbank bei 13 Eigenschaften nur noch 0,28, bei 16 nur noch 0,24 beträgt, während umgekehrt für Schottland das mittlere Fehlerquadrat bei 13 Eigenschaften größer ist als bei 9, nämlich 0,34 und bei 16 noch größer, nämlich 0,38. Zwischen dem Seehering von Bohuslän und dem Herbsthering der Jütlandbank also Konvergenz mit steigender Anzahl der Eigenschaften, zwischen dem ersteren und dem schottischen Herbsthering Divergenz.

Die Schlüsse, die HEINCKE aus diesen Zahlen zieht, sind folgende: Der Herbst- und Seehering von Bohuslän ist nicht am nächsten mit denjenigen Rassen verwandt, die der Bohuslänküste am nächsten wohnen. Er ist vielmehr der nächste Verwandte des Herbstherings der Jütlandbank, ja höchstwahrscheinlich mit diesem identisch. Er laicht als Herbsthering an den Skagerakabhängen der Jütlandbank und zieht dann an die Küste von Bohuslän. Nichts spricht, wenigstens bei diesem Hering, dafür, daß er weite Wanderungen ausführt.

LXII. Die biometrischen Kriterien über die Zugehörigkeit eines Individuums zu einer natürlichen morphologischen Gruppe¹⁾.

Von Dr. Stanislaw Poniatowski in Warschau.

Die gesuchten Kriterien ergeben sich aus der Betrachtung des Verhaltens eines Individuums zu einer Gruppe, welcher dieses Individuum zugehört, wobei eine vollständige biometrische Charakterisierung der Gruppe zu berücksichtigen ist. Zu einer solchen Charakterisierung der Gruppe auf Grund

¹⁾ Zusammenfassung der Arbeit „Kryteria biometryczne przynależności jednostki do naturalnej grupy morfologicznej“, die in polnischer Sprache in den Sitzungsberichten der Warschauer Gesellschaft der Wissenschaften, Bd. III, 1910, S. 187—200 erschienen ist.

ihrer empirischen Frequenzkurven sind bekanntlich notwendig: 1. Die wahrscheinlichen Frequenzkurven aller für die Gruppe morphologisch wichtigen Merkmale und 2. die Korrelationskoeffizienten zwischen allen diesen Merkmalen. Der Grad der Zulänglichkeit aller notwendigen Gruppencharakteristika, d. h. ihre mittleren resp. wahrscheinlichen Fehler müssen natürlich auch berücksichtigt werden.

MOLLISON¹⁾ sucht die Zugehörigkeit eines Individuums zu einer Gruppe dadurch festzustellen, daß er „die Abweichung des Individuums vom Mittelwert eines Merkmales der Gruppe mit der Variationsbreite derselben Seite“ vergleicht, „den Abstand des Individuums in Prozents der Variationsbreite“ ausdrückt und aus der Reihe der so erhaltenen „Abweichungs-Indices“ einen Mittelwert berechnet, „der uns ein Kriterium für die Gesamtabweichung des Individuums von der Gruppe gibt“ (MOLLISON, 1908, S. 533—536). Daraus sehen wir, daß das MOLLISONsche Kriterium auf einer durchaus ungenügenden Charakterisierung der Gruppe beruht und deshalb als mangelhaft zu verwerfen ist.

Betrachten wir nun das Verhalten eines der Gruppe zugehörenden Individuums zu derselben und zwar zuerst in bezug auf ein Merkmal. In diesem Falle wird die Gruppe durch eine wahrscheinliche Frequenzkurve

$$y = f(x, c_1, c_2, c_3 \dots) \dots \dots \dots (1)$$

charakterisiert, wobei das Feld zwischen der Kurve und der Abszissenachse XX die Anzahl n der untersuchten Individuen darstellt und $c_1, c_2, c_3 \dots$ die uns schon bekannten konstanten Gruppencharakteristika sind.

Wenn die Gleichung der wahrscheinlichen Frequenzkurve bekannt ist, so können wir mit Hilfe der Integralrechnung diejenigen Abszissen berechnen, deren Ordinaten das Feld der Kurve in jedem beliebigen Verhältnis einteilen. Auf diese Weise wollen wir das Feld der Kurve in acht gleich große Abschnitte zerlegen, wobei wir die entsprechenden Abszissen als wahrscheinliche Achtelgrenzen nennen und mit $O_1, O_2 \dots O_7$ bezeichnen werden (Fig. 113). Es ist dabei klar, daß O_2, O_4 und O_6 das Feld

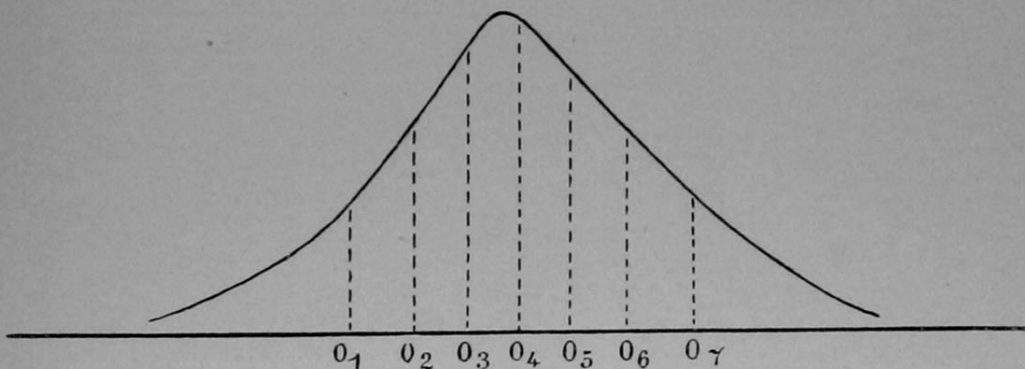


Fig. 113.

Erklärung im Text.

der Kurve in vier gleich große Abschnitte zerlegen und O_4 dieses Feld halbiert, deshalb können O_2 und O_6 als wahrscheinliche Viertelgrenzen und O_4 als wahrscheinliche Mediane genannt werden. Wir betonen absichtlich, daß es sich hier nicht um die Achtelgrenzen der empirischen Frequenzkurve, sondern um die Achtelgrenzen der wahrscheinlichen Frequenzkurve handelt, da wir das Verhalten des Individuums nicht zum gerade untersuchten Bruchteile der Gruppe, sondern zur ganzen Gruppe prüfen wollen.

Im einfachsten Falle, wenn die Gruppe durch die GAUSSsche Fehlerkurve

$$y = \frac{n}{\sigma \sqrt{2\pi}} \cdot e^{-\frac{x^2}{2\sigma^2}}$$

charakterisiert wird, haben wir folgende Formeln für die wahrscheinlichen Achtelgrenzen und deren mittlere Fehler:

¹⁾ MOLLISON, Beitrag zur Kraniologie und Osteologie der Maori, Zeitschrift f. Morph. u. Anthrop. Bd. XI, 1908.

$$\begin{aligned}
 O_1 &= M - 1,1482 \cdot \sigma, & m_{O_1} &= \pm 1,4349 \cdot \frac{\sigma}{\sqrt{n}} \\
 O_2 &= M - 0,6745 \cdot \sigma, & m_{O_2} &= \pm 1,1079 \cdot \frac{\sigma}{\sqrt{n}} \\
 O_3 &= M - 0,3189 \cdot \sigma, & m_{O_3} &= \pm 1,0251 \cdot \frac{\sigma}{\sqrt{n}} \\
 O_4 &= M, & m_{O_4} &= \pm 1 \cdot \frac{\sigma}{\sqrt{n}} \\
 O_5 &= M + 0,3189 \cdot \sigma, & m_{O_5} &= \pm 1,0251 \cdot \frac{\sigma}{\sqrt{n}} \\
 O_6 &= M + 0,6745 \cdot \sigma, & m_{O_6} &= \pm 1,1079 \cdot \frac{\sigma}{\sqrt{n}} \\
 O_7 &= M + 1,1482 \cdot \sigma, & m_{O_7} &= \pm 1,4349 \cdot \frac{\sigma}{\sqrt{n}}
 \end{aligned}$$

Der Allgemeinheit unserer Betrachtungen halber werden wir uns aber nicht mit der GAUSSschen, sondern mit einer beliebigen durch die Gleichung (1) repräsentierten Kurve beschäftigen (Fig. 113).

Die Wahrscheinlichkeit, daß ein der Gruppe zugehörendes Individuum sich auf irgendeinem Abschnitte der XX' -Achse befindet, ist natürlich um so größer, je größer das Feld der Kurve über diesem Abschnitte ist. Deshalb bekommen wir folgende Wahrscheinlichkeiten für das Vorhandensein jedes der Gruppe zugehörenden Individuums innerhalb einiger bestimmter Grenzen resp. Abschnitte der XX' -Achse:

Grenzen	Abschnitt der XX' -Achse	Wahrscheinlichkeit
Laterale Achtelgrenzen . . .	O_1O_7	$\frac{3}{4}$
Laterale Viertelgrenzen . . .	O_2O_6	$\frac{1}{2}$
Mediale Achtelgrenzen . . .	O_3O_5	$\frac{1}{4}$
Oberhalb der Mediane . . .	O_4X	$\frac{1}{2}$
Unterhalb des O_1	$X'O_1$	$\frac{1}{8}$
Oberhalb des O_7	O_7X	$\frac{1}{8}$

usw.

Wenn wir p verschiedene Merkmale betrachten, so ist die Zahl der Merkmale, für welche ein der Gruppe zugehörendes Individuum innerhalb resp. außerhalb obiger Grenzen gleichzeitig liegen soll, natürlich p -mal größer. Nehmen wir z. B. 100 Merkmale an, so liegt das Individuum innerhalb der lateralen Achtelgrenzen gleichzeitig wahrscheinlich in 75 Merkmalen, innerhalb der lateralen Viertelgrenzen gleichzeitig wahrscheinlich in 50 Merkmalen, oberhalb der oberen Viertelgrenze gleichzeitig wahrscheinlich in 25 Merkmalen usw. Daraus bekommen wir

Kriterium I, betreffend die absoluten Größen der Merkmale:

Wenn die Zahl der Merkmale, für welche ein Individuum unbekannter Herkunft sich gleichzeitig innerhalb resp. außerhalb jeder beliebigen, aber für alle Merkmale gleichen Grenzen befindet, der wahrscheinlichen Zahl der Merkmale entspricht, für welche ein der Gruppe zugehörendes Individuum sich innerhalb resp. außerhalb derselben Grenzen befinden soll, so unterscheidet sich das betrachtete Individuum nicht von den Individuen der Gruppe.

Also bei p verschiedenen Merkmalen gehört das Individuum zu der Gruppe dann, wenn es gleichzeitig wenigstens in $\frac{3}{4}p$ Merkmalen innerhalb der lateralen Achtelgrenzen liegt, wenigstens in $\frac{1}{2}p$ Merkmalen oberhalb der Mediane, höchstens in $\frac{1}{8}p$ Merkmalen unterhalb der unteren lateralen Achtelgrenze usw.

In der Praxis würde es natürlich sehr zeitraubend sein, das Feld der wahrscheinlichen Frequenzkurve in mehrere Teile zu zerlegen und das Verhalten des Individuums in bezug auf alle entsprechenden Grenzen zu studieren. Das ist auch nicht immer notwendig, da infolge der mittleren resp. wahrscheinlichen Fehler der Gruppencharakteristika und der meistens kleinen Zahl p der Merkmale auch ein der Gruppe zugehörendes Individuum oft nicht ganz genau unserem Kriterium entsprechen kann. Es genügt also bei kleinen n und p nur die Viertelgrenzen und erst bei größeren n und p auch die Achtelgrenzen zu berücksichtigen.

Betrachten wir jetzt die Korrelationen zwischen den Merkmalen der Gruppe und eines ihr zugehörenden Individuums. Fig. 113 zeigt, daß die Richtungen der Abweichungen des Individuums von den Medianen zweier Merkmale einer und derselben Gruppe durch das Vorhandensein resp. das Fehlen der Korrelation zwischen diesen Merkmalen bedingt sind.

In Fig. 114 bezeichnen Med_A und Med_B die Medianen der wahrscheinlichen Frequenzkurven irgendzweier Merkmale A und B der Gruppe. Es ist klar, daß jedem Individuum der Gruppe eine Stelle in einem der vier Quadranten I—IV entspricht. Wenn ein Individuum im Quadranten I oder III liegt, so besitzen seine Abweichungen von den Medianen gleiche Richtungen, dagegen wenn ein Individuum im Quadranten II oder IV liegt, so haben seine Abweichungen von den Medianen verschiedene Richtungen.

Besteht zwischen den Merkmalen A und B gar keine Korrelation, so liegen in jedem Quadranten je 25 % der Individuen der Gruppe. In diesem Falle beträgt die Wahrscheinlichkeit, daß die Abweichungen jedes der Gruppe zugehörenden Individuums gleich gerichtet sind, $\frac{1}{4} + \frac{1}{4} = \frac{1}{2}$. Wenn wir also s Paare von Merkmalen haben, zwischen denen keine Korrelation auftritt, so werden die Abweichungen jedes Individuums wahrscheinlich in $\frac{1}{2}s$ Paaren gleich gerichtet und in den übrigen $\frac{1}{2}s$ Paaren verschieden gerichtet sein.

Im Gegenteil, wenn zwischen den Merkmalen A und B eine Korrelation besteht, so kann die Zahl der Individuen in allen vier Quadranten nicht mehr gleich sein. Bei einer positiven Korrelation besitzen die Quadranten I und III und bei einer negativen Korrelation die Quadranten II und IV je mehr als 25 % der Individuen, wobei, wie aus Fig. 114 ersichtlich ist, immer in bezug auf die Zahl der Individuen $I = III$ und $II = IV$ ist. Wenn also in t Paaren von Merkmalen eine positive und in u Paaren eine negative Korrelation vorhanden ist, so wird jedes der Gruppe zugehörende Individuum

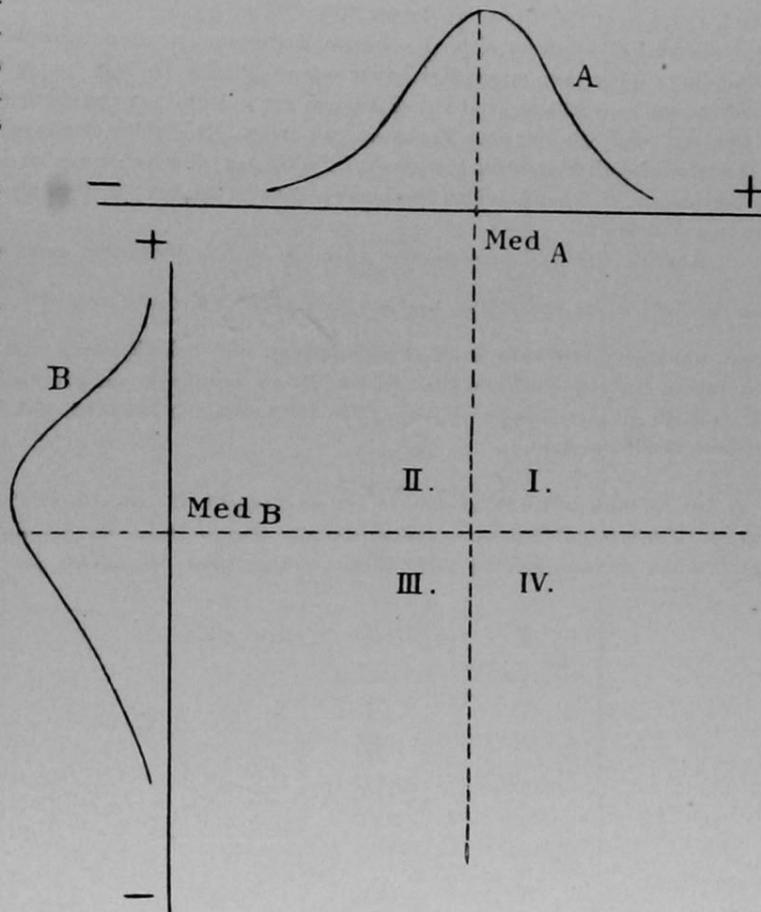


Fig. 114. Erklärung im Text.

wahrscheinlich in mehr als $\frac{1}{2} t$ Paaren gleich gerichtete und in mehr als $\frac{1}{2} u$ Paaren verschieden gerichtete Abweichungen von den Medianen aufweisen. Daraus folgt

Kriterium II, betreffend die Korrelation der Merkmale:

Wenn die Abweichungen eines Individuums unbekannter Herkunft von den Medianen: 1. in den nicht korrelierten Paaren von Merkmalen für die Hälfte dieser Paare gleich gerichtet sind, 2. in den positiv korrelierten Paaren von Merkmalen für mehr als die Hälfte der Paare gleich gerichtet sind und 3. in den negativ korrelierten Paaren von Merkmalen für mehr als die Hälfte der Paare verschieden gerichtet sind, so unterscheidet sich das Individuum nicht von den Individuen der Gruppe.

Natürlich lohnt es sich, das zweite Kriterium erst dann anzuwenden, wenn das untersuchte Individuum schon dem ersten Kriterium entspricht. Da die Berechnung von zahlreichen Korrelationskoeffizienten sehr zeitraubend ist, so können wir uns die Anwendung des zweiten Kriteriums dadurch erleichtern, daß wir nur das Vorhandensein resp. das Fehlen der Korrelation feststellen, ohne den Korrelationskoeffizienten zu berechnen. Zu diesem Zwecke genügt es aber die Zahl der Individuen zu bestimmen, welche in beiden Merkmalen gleichzeitig oberhalb der Medianen, d. h. im Quadranten I liegen¹⁾.

Ähnlich wie das erste, besitzt auch das zweite Kriterium gewisse unvermeidliche Fehler, die von der Zahl n der Individuen und der Zahl p der Merkmale resp. der Zahl $\frac{p(p-1)}{1 \cdot 2}$ der Merkmalspaare abhängen. Deshalb kann es vorkommen, daß bei kleinen n und p auch ein der Gruppe zugehöriges Individuum nicht ganz genau diesem Kriterium entsprechen kann. Um so mehr müssen wir deshalb als der Gruppe zugehörig ein Individuum betrachten, welches unseren beiden Kriterien vollkommen entspricht.

¹⁾ Es muß bemerkt werden, daß diese Methode nur zur Feststellung der Korrelation und nicht zur Berechnung des Korrelationskoeffizienten dienen kann, da die Prozentzahl der Individuen im Quadranten im allgemeinen nicht direkt proportional der Größe des Korrelationskoeffizienten ist.

Das griechische Alphabet.

Zeichen		Laute	Namen	
der großen Kapital- oder Uncialschrift	der kleinen Kursivschrift			
A	α	a	Alpha	Ἄλφα
B	β	b	Beta	Βῆτα
Γ	γ	g	Gamma	Γάμμα
Δ	δ	d	Delta	Δέλτα
E	ε	ě	Epsilon	Ἔ ψιλόν
Z	ζ	z	Zeta	Ζῆτα
H	η	ē	Eta	Ἡτα
Θ	θ	th	Thēta	Θῆτα
I	ι	i	Iōta	Ἰῶτα
K	κ	k	Kappa	Κάππα
Λ	λ	l	Lambda	Λάμβδα
M	μ	m	My	Μῦ
N	ν	n	Ny	Νῦ
Ξ	ξ	x	Xi	Ξεῖ
O	ο	ō	Omikron	Ὅ μικρόν
Π	π	p	Pi	Πεῖ
P	ρ	r	Rho	Ῥῶ
Σ	σ, ς	s	Sigma	Σίγμα
T	τ	t	Tau	Ταῦ
Υ	υ	y	Ypsilon	Ἦ ψιλόν
Φ	φ	ph	Phi	Φεῖ
X	χ	ch	Chi	Χεῖ
Ψ	ψ	ps	Psi	Ψεῖ
Ω	ω	ō	Omēga	Ὠ μέγα

Übersicht der wichtigsten, biometrischen Symbole und Formeln nach Johannsen (1909), Davenport (1904) und Yule (1910).

Nach JOHANNSEN und dem vorliegenden Buch		Seite	Nach DAVENPORT und YULE	
A	Ausgangsklasse für die Berechnung des Mittelwertes M . Man wählt diejenige Klasse, die vermutlich M am nächsten liegt oder M einschließt	214ff.	V_0	Magnitude of central (arbitrary chosen) class (to take near the mean) (A , YULE)
$\pm a$	Abweichung einer Variantenklasse V von der frei gewählten Ausgangsklasse A . $a = V - A$	214ff. 270	$V - V_0$	Departure of any class from the central, arbitrary chosen class V_0 ($\xi = X - A$, YULE)
$\pm \alpha$	Abweichung einer Variantenklasse V vom Mittelwert M . $\alpha = V - M$	270	x	Deviation of any class from the arithmetic mean (x , YULE) $x = V - A$
$\frac{\alpha}{\sigma}$	Standardwert einer Abweichung	289	χ	$\frac{x}{\sigma}$ = Index of abmodality
$\pm b$	Abweichung des Mittelwertes M von A . $b = M - A = \frac{\sum pa}{n}$ (+ oder —)	215, 216	ν	Average moment about V_0
	$\frac{\sum pa^2}{n}$ (immer +) ist das mittlere Quadrat aller Abweichungen vom Mittelwert M , das mittlere Fehlerquadrat	272	ν_1	First moment of the curve about the mean. $\nu_1 = A - V_0 = \frac{\sum (V - V_0)f}{n}$ $= \frac{\sum (f\xi)}{N}$ (YULE).
	$\frac{\sum pa^3}{n}$ (+ oder —)	321	ν_2	Second moment of the curve about the mean. $\nu_2 = \frac{\sum (V - V_0)^2 f}{n}$ $= \frac{\sum (f\xi^2)}{N}$ (YULE).
	$\frac{\sum pa^4}{n}$ (immer +)	328	ν_3	Third moment of the curve about the mean.
			ν_4	Fourth moment of the curve about the mean
c	Klassenspielraum	281	λ	Class range (c , YULE)
D	Abstand der Mode Mo vom Mittelwert M . $D = M - Mo$	321	D	Distance from mean to mode
$\pm \delta$	Differenz zwischen der Klassenmitte Z (Zentrum des Klassenspielraumes) und dem Mittelwert der Klasse V . . . $\delta = Z - V$	225		($\delta = Z - X$, YULE)

Nach JOHANNSEN und dem vorliegenden Buch		Seite	Nach DAVENPORT und YULE	
E	Wahrscheinlicher Fehler (bei JOHANNSEN $w F$)	308	E	Probable error of the determination of any value
E_M	Wahrscheinlicher Fehler des Mittelwerts $= \pm \frac{Q}{\sqrt{n}} = \pm \frac{0,6745 \sigma}{\sqrt{n}}$	308	E_A	$\pm 0,6745 \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$
E_σ	Wahrscheinlicher Fehler der Standardabweichung σ . . .	308	E_σ	$\pm 0,6745 \frac{\sigma}{\sqrt{2n}}$
E_v	Wahrscheinlicher Fehler des Variationskoeffizienten v . .	308	E_C	Probable error of the coefficient of variability (PEARSON) $0,6745 \frac{C}{\sqrt{2n}} \left[1 + 2 \left(\frac{C}{100} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$
Man erhält den wahrscheinlichen Fehler E irgendeiner Bestimmung, wenn man ihren mittleren Fehler m mit 0,6745 multipliziert.				
Ex	Exzeß (E bei JOHANNSEN)	327ff.		
	$Ex = \left(\frac{\Sigma p a^4}{n} : \sigma^4 \right) - 3$. Theoretische Formel	328		
	$Ex = \left[\left(\frac{\Sigma p a^4}{n} - \frac{4 b \Sigma p a^3}{n} + \frac{6 b^2 \Sigma p a^2}{n} - 3 b^4 \right) : \sigma^4 \right] - 3$, Berechnungsformel	328ff.		
F_1 F_2 F_3	Erste Zweite Dritte } Generation von Hybriden bei MENDELSchen Kreuzungen		F_1 F_2 F_3	First cross-bred (filial) generation Second cross-bred (filial) generation Third cross-bred (filial) generation
I	Auslese-Index-Ziffer nach PEARL und SURFACE	441		
	$I = \frac{ax \pm by \pm cz \dots \pm nw}{a^1 p \pm b^1 q \pm c^1 r \dots \pm n^1 t}$	442		
M	Mittelwert $= \frac{\Sigma p V}{n}$	213	A	Average, mean $= \frac{\Sigma (f V)}{n}$
	Vereinfachte Bestimmung: $= A + b = A + \frac{\Sigma p a}{n}$	214ff.		$= V_0 + v_1$ $\left(M = \frac{\Sigma (X)}{N}, \text{ YULE} \right)$
m m_M	Mittlerer Fehler eines Wertes, einer Bestimmung oder m schlechthin, ist der mittlere Fehler eines Mittelwertes M	306ff. 307ff.		
	$m = \pm \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$			
m_{Diff}	mittlerer Fehler der Differenz zwischen zwei Mittelwerten			
	$m_{\text{Diff}} = \pm \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$	311		
m_r	Mittlerer Fehler des Korrelationskoeffizienten r	374		
	$m_r = \pm \frac{1 - r^2}{\sqrt{n}}$	374		

Nach JOHANNSEN und dem vorliegenden Buch		Seite	Nach DAVENPORT und YULE	
m_σ	Mittlerer Fehler der Standardabweichung σ $m_\sigma = \frac{\sigma}{\sqrt{2n}}$	312		
m_v	Mittlerer Fehler des Variationskoeffizienten $m_v = \frac{v}{\sqrt{2n}}$, wenn $v < 10$ $m_v = \frac{v}{\sqrt{2n}} \cdot \sqrt{1 + 2 \left(\frac{v}{100}\right)^2}$, wenn $v \geq 10$	312 312		
m_{Abw}	Mittlere oder durchschnittliche Abweichung der Varianten vom Mittel M sämtlicher Varianten, $m_{Abw} = \frac{\sum pa}{n}$. .	272		
Med	Mediane, entspricht der Grenze $\frac{n}{2}$	217ff.; 226ff.		(Me , YULE)
Mo	Mode, Klasse mit der größten Frequenz YULE-PEARSONS empirische Formel zur approx. Ermittlung der theoretischen Mode: $Mo = 3 Med - 2 M$ oder $Mo = M - 3 (M - Med)$	324ff. 326	M	Mode (Mo , YULE)
n	Gesamtzahl der Varianten einer Population, Gesamtzahl der Einheiten eines Kurvenareals	212, 213 259, 285ff.	n	Number of Variates, area of polygon (N , YULE)
ν	Positive Differenz zwischen der X - und der Y -Eigenschaft eines korrelierten Merkmalpaares (bei HARRIS' Berechnung des Korrelationskoeffizienten)	389ff.		
P_1	Parental- oder Elterngeneration. Ausgangsgeneration bei MENDELSchen Kreuzungen; die beiden zur Kreuzung benutzten, reinen Typen	38ff.	P_1	Parental-Generation
P_2	Großelterngeneration der F_1 -Hybriden		P_2	Grandparental-Generation
P_3	Urgroßelterngeneration der F_1 -Hybriden		P_3	Great-Grandparental-Generation
p	Anzahl der Individuen oder Varianten (Frequenz, Häufigkeit) einer Variantenklasse	207	f	Class frequency (auch YULE)
Q	GALTONS Quartil; wahrscheinliche Abweichung oder wahrscheinlicher Fehler der Einzelwerte $Q = \pm \frac{q^3 - q^1}{2} = 0,6745 \sigma$	219ff. 301ff., 305		(Auch YULE)
	Der M -Quartilkoeffizient $= \frac{100 Q}{M}$	222		
	Der Med -Quartilkoeffizient $= \frac{100 Q}{Med}$	222		
q_1 q_2 q_3 q_4	Erste Zweite Dritte Vierte } Viertelsgrenze der Aufzählungsreihe einer Variationsreihe	216		

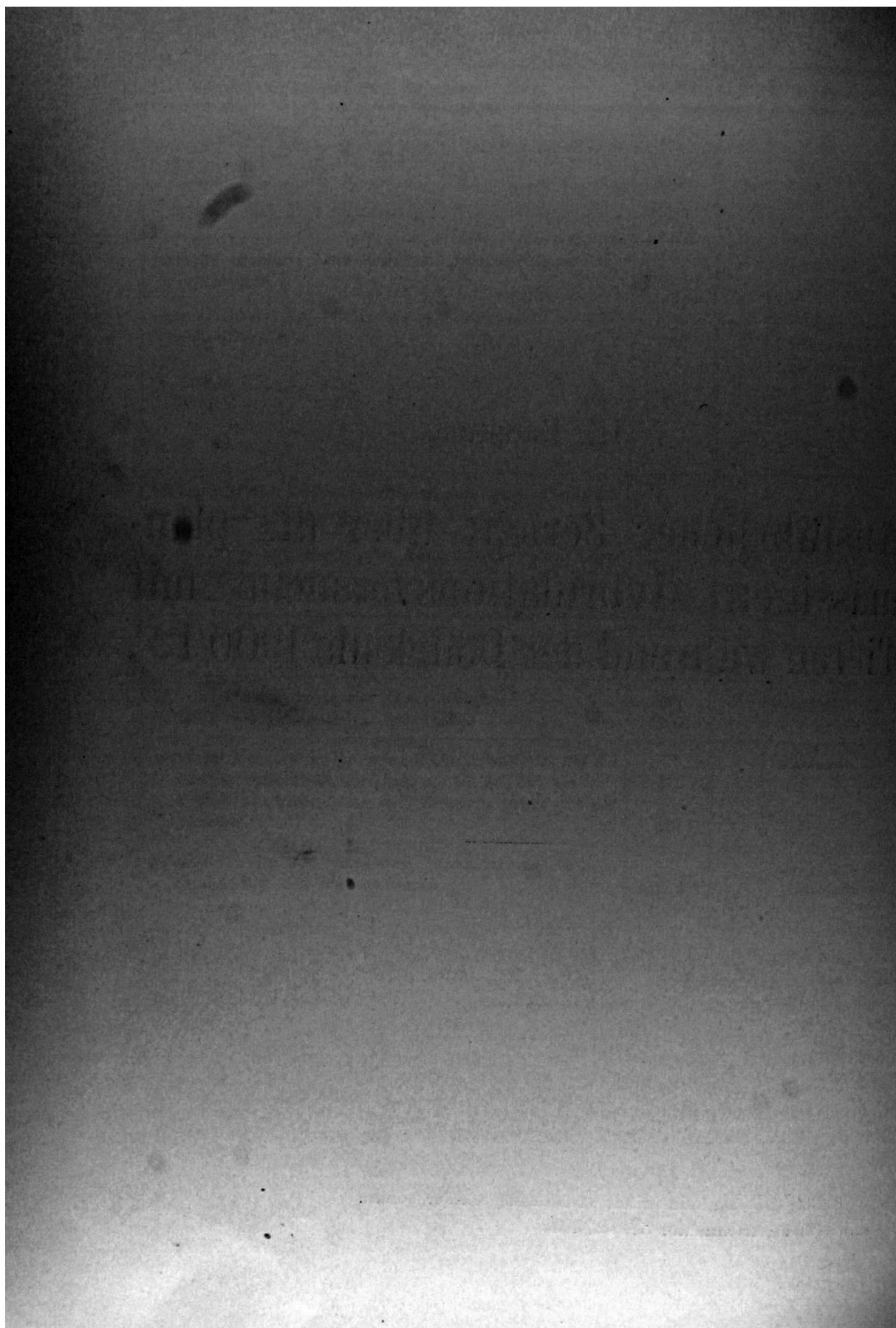
Nach JOHANNSEN und dem vorliegenden Buch		Seite	Nach DAVENPORT und YULE
R	Regression einer Eigenschaft auf eine andere	416ff.	q Coefficient of regression
$R_{\frac{x}{y}}$	Regression der relativen Eigenschaft Y auf die supponierte X		$\frac{q_x}{y} = r \frac{\sigma_y}{\sigma_x} = r \frac{\sigma_1}{\sigma_2}$
	$R_{\frac{x}{y}} = r \frac{\sigma_y}{\sigma_x}$	418	$\frac{q_x}{y} = r \frac{\sigma_y}{\sigma_x} = r \frac{\sigma_1}{\sigma_2}$
r	Der Korrelationskoeffizient	373	r Coefficient of correlation
	$r = \frac{\Sigma p a_x a_y}{n \sigma_x \sigma_y}$, BRAVAIS' Formel	373	$r = \frac{\Sigma (\text{dev. } x \times \text{dev. } y \times f)}{n \sigma_1 \cdot \sigma_2}$
	$r = \frac{\Sigma p a_x a_y - n b_y b_x}{n \sigma_x \sigma_y}$, Berechnungsformel	374, 385	r auch YULE
	$r = \frac{\sigma_x^2 + \sigma_y^2 - \sigma_v^2}{2 \sigma_x \sigma_y}$, HARRIS' Formel	389ff.	$r = \frac{\Sigma (xy)}{N \sigma_x \sigma_y} = \frac{p}{\sigma_x \sigma_y}$
	$r = 1 - \frac{\sigma_v^2}{2 \sigma_x^2}$, für symmetrische Korrelationstabellen . . .	390ff.	
	r für die Korrelation zwischen qualitativ verschiedenen (nicht direkt meßbaren) Merkmalen. Die approximative Berechnung geschieht meist nach der ungenauen Formel		
	$r = \frac{pI \times pIV - pII \times pIII}{n^2 \sigma_x \sigma_y}$	420	
	oder $= \frac{pI \times pIV - pII \times pIII}{\sqrt{p_{x_0} \times p_{x_1}} \times \sqrt{p_{y_0} \times p_{y_1}}}$	421	
S	Schiefheitsziffer	320	α Asymmetry or skewness
	$S = \pm \left(\frac{\Sigma p a^3}{n} \right) : \sigma^3$, theoretische Formel	321	
	$= \pm \left(\frac{\Sigma p a^3}{n} - 3 b \frac{\Sigma p a^2}{n} + 2 b^3 \right) : \sigma^3$, Berechnungsformel	322	
Σ	Zeichen für Addition (allgemein)		Σ Summation sign, (allgemein)
σ	Standardabweichung, Hauptabweichung, Streuung, Variabilitätsindex	270ff.	σ Standard deviation, index of variability (auch YULE)
	$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma p a^2}{n}}$, noch genauer $\pm \sqrt{\frac{\Sigma p a^2}{n-1}}$, theoretische Formel	271, 276	$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma (x^2 \cdot f)}{n}} = \sqrt{v_2 - v_1^2}$
	$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma p a^2}{n} - b^2}$, Berechnungsformel	278ff.	$(\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma (x^2)}{N}} = \sqrt{\frac{\Sigma (f \xi^2)}{N}}$, YULE)
	$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma p a^2}{n} - b^2 - \frac{c^2}{12}}$, Berechnungsformel bei Reihenvariation mit SHEPPARDS Korrektur	282	$\sigma = \pm \sqrt{v_2 - v_1^2 - \frac{\lambda^2}{12}}$

Nach JOHANNSEN und dem vorliegenden Buch		Seite	Nach DAVENPORT und YULE	
	$\sigma = \pm \sqrt{\frac{p_0 p_1}{n}}$ oder $= \sqrt{p_0 \% \times p_1 \%}$, bei alternativer Variation	351ff.		
	$\frac{\sigma}{M}$ Standardwert einer Abweichung	289		
V	Variante, absoluter Wert derselben, Mittelwert einer Variantenklasse	207, 224 281	V	Magnitude of any class (X, YULE)
v	Variationskoeffizient	282	C	Coefficient of variability, of variation
	$v = \frac{100 \sigma}{M}$	282		$C = \frac{\sigma}{A} \times 100 \%$ (v, YULE) $v = \frac{100 \sigma}{M}$
wF	Wahrscheinlicher Fehler einer Bestimmung, nach JOHANNSENS Symbolik; im vorliegenden Buch siehe E.			
X	X — X, Die horizontale oder Abszissenachse, Basis eines Variationspolygons X-Reihe, X-Eigenschaft bei Korrelation	254 370ff.	X	(auch YULE), allgemein
x	Index bei Konstanten, die sich auf Abszissenwerte, auf die supponierte Eigenschaft, beziehen, a_x, a_x, M_x, σ_x usw.	371	x	(allgemein)
Y	Y — Y, Die senkrechte oder Ordinatenachse Y-Reihe, Y-Eigenschaft bei Korrelation	254 370ff.	Y	(allgemein)
y	Index bei Konstanten, die sich auf Ordinatenwerte, auf die relative Eigenschaft, beziehen, a_y, a_y, M_y, σ_y usw. . . y_0 = Wert der Ordinate an dem Kreuzungspunkt mit der Abszisse	371 254	y	(allgemein)
Z	Mittelpunkt des Spielraums einer Variantenklasse bei kontinuierlicher oder Reihenvariation	224, 281		(auch YULE, centre of the class-interval)

III. Hauptteil.

Ausführlicher Bericht über die planmässigen Hybridationsversuche mit Tieren während der Dodekade 1900/12¹⁾.

¹⁾ Über das Jahr 1912 ist nur unvollständig referiert worden.



Einleitung zum speziellen Teil.

Inhalt.

A. Die MENDELSchen Erbeinheiten und die Faktorenlehre. Kurze Biographien von MENDEL, NAUDIN und GOSS	467
I. MENDELS Behandlung der Merkmale der Organismen	467
II. Kurze Biographie MENDELS	469
III. Biographische Notiz über CHARLES NAUDIN. Die Hauptresultate seiner Zuchtexperimente	472
IV. Der Erbsenversuch von JOHN GOSS	475
V. Die Außenmerkmale und die Faktorenlehre	476
VI. Die Dominanzerscheinung nicht charakteristisch für die alternative Vererbung	478
VII. Nochmals Dominanz und Epistase. Nochmals die „Presence und Absence“ Theorie. Hemmungsfaktoren	479
VIII. PLATES Grundfaktor-Supplement-Theorie. Die genotypischen Formeln (Erbformeln) sind nur Differentialformeln	482
B. Die Schreibweise der Symbole und genotypischen Differentialformeln.	484

A. Die Mendelschen Erbeinheiten und die Faktorenlehre. Kurze Biographien von Mendel, Naudin und Goss.

I. Mendels Behandlung der Merkmale der Organismen.

MENDEL (1865) gelangte, wie wir schon im ersten Hauptteil (S. 38) erfahren haben, zur Entdeckung der nach ihm benannten Gesetzmäßigkeiten dadurch, daß er bei seinen Hybridationsversuchen ganz scharf auf die einzelnen Merkmale achtete, durch welche sich Varietäten voneinander unterscheiden. Das Gesamtbild des Versuchsobjektes trat für ihn in den Hintergrund. Für ihn war der Organismus eine Mosaik von scharf auseinander zu haltenden Merkmalen. „Werden zwei Pflanzen, welche in einem oder mehreren Merkmalen konstant verschieden sind, durch Befruchtung verbunden, so gehen, wie zahlreiche Versuche beweisen, die gemeinsamen Merkmale unverändert auf die Hybriden und ihre Nachkommen über; je zwei differierende hingegen vereinigen sich an der Hybride zu einem neuen Merkmale, welches gewöhnlich an den Nachkommen denselben Veränderungen unterworfen ist. Diese Veränderungen für je zwei differierende Merkmale zu beobachten und das Gesetz zu ermitteln, nach welchem dieselben in den aufeinander folgenden Generationen eintreten, war die Aufgabe des Versuchs. Derselbe zerfällt daher in ebenso viele einzelne Experimente, als

konstant differierende Merkmale an den Versuchspflanzen vorkommen.“ MENDEL benutzte ferner nur Merkmale, deren Unterschiede scharf und deutlich hervortreten, die man bei der Kreuzung einander scharf gegenüberstellen kann. Bei seinen Versuchen mit Erbsenformen wählte er sieben Paar scharf unterschiedener Merkmale aus, die sich beispielsweise bezogen 1. auf den Unterschied in der Gestalt der reifen Samen, ob rund oder kantig runzlig; 2. auf den Unterschied in der durch die Schale durchscheinenden Farbe des Samenalbumens (Endosperms), ob gelb oder grün; 3. auf den Unterschied in der Färbung der Samenschale usw. Die beiden Merkmale eines Paares, die bei der Kreuzung einander gegenübergestellt werden, nannte man später antagonistische Merkmale oder (BATESON) Allelomorpha. Glatt und runzlig, gelb und grün sind Allelomorpha. Bei den Hybriden von *Pisum* fand nun MENDEL, „daß jedes von den sieben Hybridenmerkmalen dem einen der beiden Stammerkmale entweder so vollkommen gleicht, daß das andere der Beobachtung entschwindet, oder daß es demselben so ähnlich ist, daß eine sichere Unterscheidung nicht stattfinden kann.“ MENDEL fährt dann fort (wir halten es für angezeigt, die klassischen Stellen im Wortlaut wiederzugeben): „In der weiteren Besprechung werden jene Merkmale, welche ganz oder fast unverändert in die Hybridenverbindung übergehen, somit selbst die Hybridenmerkmale repräsentieren, als dominierende, und jene, welche in der Verbindung latent werden, als rezessive bezeichnet. Der Ausdruck „rezessiv“ wurde deshalb gewählt, weil die damit benannten Merkmale an den Hybriden zurücktreten oder ganz verschwinden, jedoch unter den Nachkommen derselben, wie später gezeigt wird, wieder unverändert zum Vorschein kommen.“

MENDEL hat auch schon die Merkmale symbolisch mit Buchstaben bezeichnet, und zwar die dominierenden mit großen und die ihnen bei der Kreuzung gegenübergestellten rezessiven mit kleinen Buchstaben. „Bezeichnet *A* das eine der beiden konstanten Merkmale, z. B. das dominierende, *a* das rezessive, und *Aa* die Hybridform, in welcher beide vereinigt sind, so ergibt der Ausdruck:

$$A + 2 Aa + a$$

die Entwicklungsreihe für die Nachkommen der Hybriden je zweier differierender Merkmale.“

Hatte es MENDEL mit mehreren differierenden Merkmalen zu tun, so gebrauchte er weitere große und kleine Buchstaben des Alphabets, so z. B. bei Dihybridismus (die Bezeichnungen Di-Tri-Tetra- . . . usw. Polyhybridismus stammen von DE VRIES) *A* und *a*, *B* und *b*.

<i>A</i> Gestalt rund	<i>a</i> Gestalt runzlig
<i>B</i> Albumen gelb	<i>b</i> Albumen grün

oder, bei Trihybridismus, *A* und *a*, *B* und *b*, *C* und *c*

<i>A</i> Gestalt rund	<i>a</i> Gestalt runzlig
<i>B</i> Albumen gelb	<i>b</i> Albumen grün
<i>C</i> Schale graubraun	<i>c</i> Schale weiß

usw.

Eine weitere Feststellung von MENDEL: „Es wurde durch sämtliche Versuche erwiesen, daß es völlig gleichgültig ist, ob das dominierende Merkmal der Samen- oder Pollenpflanze angehört; die Hybridform bleibt in beiden Fällen genau dieselbe.“

Sodann das berühmte Spaltungsgesetz. Für den Fall des Monohybridismus. In der ersten Generation der Hybriden (MENDEL meint damit die direkten Deszendenten aus Selbstbefruchtung der Hybriden, also die Generation, die man jetzt allgemein, nach dem Vorschlage von PUNNET und BATESON, als F_2 -Generation bezeichnet) „treten nebst den dominierenden Merkmalen auch die rezessiven in ihrer vollen Eigentümlichkeit wieder auf, und zwar in dem entschieden ausgesprochenen Durchschnittsverhältnis 3 : 1.“ „Übergangsformen wurden bei keinem Versuche beobachtet.“

Ebenso genau kannte MENDEL die Zahlenverhältnisse in der spaltenden F_2 -Generation bei Polyhybridismus, 9 : 3 : 3 : 1 bei Dihybridismus, 27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1 bei Trihybridismus usw. Man nennt diese Zahlenverhältnisse die reinen MENDELSchen Zahlenverhältnisse. MENDEL wußte, daß diese Zahlenverhältnisse nur erklärt werden können durch die Annahme der Selbstständigkeit und freien Kombinierbarkeit der Merkmale. Die beiden MENDELSchen Hauptsätze, die hierauf Bezug haben, lauten: 1. „Die Nachkommen der Hybriden, in welchen mehrere wesentlich verschiedene Merkmale vereinigt sind, stellen die Glieder einer Kombinationsreihe vor, in welchen die Entwicklungsreihen für je zwei differierende Merkmale verbunden sind. Damit ist zugleich erwiesen, daß das Verhalten je zweier differierender Merkmale in hybrider Verbindung unabhängig ist von den anderweitigen Unterschieden an den beiden Stammpflanzen.“

2. Durch die Kreuzungsversuche bei *Pisum* ist der faktische Beweis geliefert worden, „daß konstante Merkmale, welche an verschiedenen Formen einer Pflanzensippe vorkommen, auf dem Wege der wiederholten künstlichen Befruchtung in alle Verbindungen treten können, welche nach den Regeln der Kombination möglich sind.“

Und schließlich der Satz von der Reinheit der Gameten oder Befruchtungszellen der Hybriden: „Es ist auf experimentellem Wege die Annahme gerechtfertigt, daß die Erbsenhybriden Keim- und Pollenzellen bilden, welche ihrer Beschaffenheit nach in gleicher Anzahl allen konstanten Formen entsprechen, welche aus der Kombinierung der durch die Befruchtung vereinigten Merkmale hervorgehen.“

II. Kurze Biographie Mendels.

GREGOR MENDEL (sein Taufname ist JOHANN) wurde am 22. Juli 1822 in dem Dorfe Heinzendorf bei Odrau in Österreichisch-Schlesien als Sohn kleinbäuerlicher Eltern geboren. Das Geschlecht ist in der Gegend in den Kirchenregistern erwähnt, soweit zurück als dieselben erhalten sind (seit dem 17. Jahrhundert) und figuriert im 17. Jahrhundert meist unter dem Namen MANDEL. Der Vater ANTON soll Vorliebe für Obstkulturen gehabt und seinen Sohn JOHANN im Pflöpfen unterwiesen haben. MENDEL besuchte zunächst die Schulen in Heinzendorf und Leipnick, sodann das Gymnasium in Troppau und darauf die zwei letzten Gymnasialklassen (die „Philosophie“) in Olmütz. 1843 meldete er sich zur Aufnahme in das unter dem Namen Königskloster bekannte Augustinerkloster St. Thomas in Brunn,

der Hauptstadt von Mähren, wurde auch aufgenommen und 1846 als Pater GREGOR ordiniert. Er funktionierte darauf mehrere Jahre als Pfarrer in Altbrunn. 1851 bezog er die Universität Wien, wo er, auf Kosten des Klosters, 2½ Jahre lang alles studieren konnte, was ihm gefiel, wobei er die mathematischen, physikalischen und biologischen Studien bevorzugte. Das Examiniertwerden freilich scheint nicht sein Fall gewesen zu sein. Es wird berichtet, daß ihm die Lehramtsprüfung, der er sich



Fig. 115.

GREGOR (JOH.) MENDEL.

(Nach einer von HUGO ILTIS erhaltenen Photographie.)

von Brunn aus 1856 zum zweiten Male in Wien unterzog, nicht glückte. 1853 kehrte er ins Kloster zurück und wurde Lehrer, hauptsächlich der Physik, an der Oberrealschule in Brunn. Seiner großen Freude an der Lehrtätigkeit soll auch ein schöner Lehrerfolg entsprochen haben. Neben seiner Lehrtätigkeit gab er sich auch verschiedenen naturwissenschaftlichen, namentlich botanischen und meteorologischen Beobachtungen hin und war ein eifriges Mitglied und eine Zeitlang Vorsitzender des Naturforschenden Vereins in Brunn. Seine hybridologischen Studien begann er 1856 im Klostergarten. Seit 1863 veröffentlichte er regelmäßige Berichte über seine Wetterbeobachtungen in den Verhand-

lungen des Brünner Naturforschenden Vereins und setzte diese Beobachtungen und die sich darauf beziehenden Aufzeichnungen bis zum 31. Dezember 1883, bis sechs Tage vor seinem Tode, fort. Im 9. Bande dieser Gesellschaftsschrift veröffentlichte er einen bemerkenswerten Aufsatz über die Windhose, welche am 13. Oktober 1870 über Brunn hinweggezogen war. MENDEL stellte auch Beobachtungen über die Sonnenflecken an. Doch sind seine Aufzeichnungen hierüber nicht wieder aufgefunden worden. Ebensovienig diejenigen über systematische Messungen des Untergrundwassers.

Um auf die Hybridationsversuche zurückzukommen, so waren dieselben viel ausgedehnter Natur, als man allein nach seinen beiden Schriften in den Brünner Verhandlungen annehmen könnte. Er hat über 10 000 solche Versuche angestellt. Wer sich über die Ausdehnung derselben auf botanischem Gebiete orientieren will, muß den Briefwechsel zwischen MENDEL und NÄGELI (1866—1873) nachlesen, den CORRENS (1905) herausgegeben hat. „Allein an den Bastarden zwischen verschiedenen farbigen Levkojen-Sippen hat er mindestens 6 Jahre hindurch eifrig untersucht; außerdem experimentierte er, wie die Briefe zeigen, mit *Geum*, *Cirsium*, *Aquilegia*, *Linaria*, *Mirabilis*, *Melandrium*, *Zea*, *Verbascum*, *Antirrhinum*, *Ipomoea*, *Tropaeolum*, *Calceolaria*. Dazu kommen noch, wie wir aus anderen Quellen wissen, *Dianthus*, *Caryophyllus*, *Lathyrus* und *Campanula*. MENDEL war eifriger Imker und führte auch Kreuzungsversuche mit Bienen aus, zu welchem Zwecke er sich Königinnen sehr verschiedener Rassen von überall her zu verschaffen suchte. Er versuchte auch, ohne Erfolg, Königinnen im geschlossenen Raum zur Paarung zu bringen. Er hielt zeitweise 50 Völker. Der idyllisch gelegene Bienenstand gehört nach ILTIS zu den wenigen MENDELreliquien, die sich im Altbrünner Kloster erhalten haben. Leider sind auch MENDELS Protokolle über seine Bienenhybridationsversuche spurlos verschwunden.

Im Jahre 1868 trat in MENDELS Verhältnissen eine vollständige Änderung ein. Er wurde, wie er selbst in einem Briefe an NÄGELI berichtete, in dem er sich als Abt und Prälat des Stiftes St. Thomas unterzeichnete, am 30. März vom Stiftskapitel zum lebenslänglichen Vorstände gewählt und dadurch aus seiner bisherigen ganz bescheidenen Stellung als Lehrer der Experimentalphysik in eine ganz neue Sphäre versetzt. „Das soll mich indes nicht abhalten“, schrieb er, „die mir so lieb gewordenen Bastardierungsversuche fortzusetzen, ich hoffe sogar, denselben mehr Zeit und Aufmerksamkeit zuwenden zu können, bis ich nur in meine neue Stellung eingearbeitet bin.“

Diese Hoffnung hat sich leider nicht erfüllt. Geschäftliche und andere Verpflichtungen seines Amtes und seiner neuen Würde nahmen ihn immer mehr in Anspruch. Immer mehr mußte er seine Zuchten vernachlässigen. In seinem letzten Briefe (18. Dez. 1873) an NÄGELI klagt er: „Ich fühle mich wahrhaft unglücklich, daß ich meine Pflanzen und Bienen so gänzlich vernachlässigen muß.“ NÄGELI hat noch 1874 und 1875 an MENDEL geschrieben, aber keine Antwort mehr erhalten.

Ein Ereignis politisch-fiskalischer Natur sollte die letzten zehn Lebensjahre MENDELS verdüstern und ihn der biologischen Forschung ganz entfremden, in der er doch der Nachwelt tausendfach größere Dienste hätte leisten können, als durch die zähe Verteidigung der Interessen seines Augustinerstiftes, mag dieselbe, was sich unserer Beurteilung entzieht, noch so gerechtfertigt gewesen sein. Über diese Episode sagt ILTIS folgendes: „Doch alle Ehrungen und Würdigungen vermochten den Groll nicht zu beschwichtigen, den die Ereignisse dieser Jahre in MENDELS Herzen hatten entstehen lassen. Durch das Gesetz vom 7. Mai 1874, das die damals herrschende liberale Partei im Parlament durchgesetzt hatte, waren die Klöster zu relativ großen Extrasteuern herangezogen worden; insbesondere sollte die Mehrleistung des Altbrünner Klosters nahezu 5000 Gulden jährlich betragen. Nun stand zwar MENDEL selbst der liberalen, verfassungstreuen Partei in seinen Gesinnungen am nächsten und legte auch bei den Wahlen aus dem Großgrundbesitz seine gewichtige Stimme stets für ihren Kandidaten in die Wagschale. Aber eben weil er Verfassung und Staatsgrundgesetze so hoch hielt, wollte er ein Gesetz nicht anerkennen, das seiner Meinung nach dem wichtigsten und ersten jener Grundsätze direkt zuwiderlief. Er hielt daran fest, daß vor dem Gesetz alle Staatsbürger gleich seien und daß es nicht anginge, eine Gruppe von Staatsbürgern zu eigenen Steuern heranzuziehen. Gleich nach der Veröffentlichung des Gesetzes hatte MENDEL feierlichen Protest eingelegt und sich entschieden geweigert, die geforderte Steuer zu bezahlen. Alle die Bitten, mit denen man ihn bestürmte, alle die Drohungen, durch die man ihn einzuschüchtern versuchte, bestärkten ihn nur in seinem Widerstand — zuerst von vielen unterstützt, später von ebenso vielen verlassen, kämpfte er, ein zweiter MICHAEL KOHLHAAS, allein gegen die ganze Welt, jenen aussichtslosen Kampf ums Recht, jenen Kampf gegen Staat und

Regierung, der den von Natur aus heiteren und liebenswürdigen Mann in seinen letzten Lebensjahren zum weltfeindlichen Misanthropen machen, der ihm seine besten Güter, Ruhe, Lebensfreude und Gesundheit, rauben sollte.“

Während dieser Jahre fing MENDEL in der Tat an zu kränkeln. Es stellte sich eine Nierenkrankheit ein, zu der Ende 1883 noch ein Herzleiden hinzukam. Er starb am 6. Januar 1884, 1¼ Uhr nachts. Der Nachruf, sagt v. WIESNER, gab es viele. Sie würdigten den verehrten Lehrer, den guten Priester und MENDELS Tätigkeit im mährischen Parlament. Von seinen wissenschaftlichen Leistungen war wenig die Rede. Daß mit ihm gar ein großer Naturforscher ins Grab gelegt wurde, davon hatte niemand eine Ahnung. MENDEL selbst soll die Nichtbeachtung seiner Forschungsergebnisse sehr empfunden haben und er soll öfters gesagt haben: „Meine Zeit wird schon kommen.“ BATESON versuchte die Persönlichkeit MENDELS in folgender Weise prägnant zu charakterisieren: Ein klarer Kopf. Starkes Interesse an Dingen des praktischen Lebens. Hartnäckiges Festhalten an Entschlüssen. Kraft in der Verfolgung abstrakter Ideen. Man kann hinzufügen: peinliche Sorgfalt und Gewissenhaftigkeit und ein für exakte Forschung durch gute mathematisch-physikalische Schulung disponierter Geist.

Wir haben schon anderswo darauf hingewiesen, daß das Verdienst, MENDEL wieder entdeckt zu haben, den drei Botanikern CORRENS, v. TSCHERMAK und DE VRIES gebührt. Es geschah dies im Jahre 1900. Im Jahre 1901 gab dann ERICH v. TSCHERMAK einen Wiederabdruck von MENDELS zwei hybridologischen Abhandlungen der Jahre 1865 und 1869, von einer kurzen Biographie begleitet, als Bändchen No. 121 von OSTWALDS Klassikern der exakten Wissenschaften heraus. Seitdem sind diese Abhandlungen, namentlich die berühmte erste, in verschiedene Sprachen übersetzt und auch wiederholt im Urtext neugedruckt worden, zuletzt, zusammen mit dem Aufsatz über die Windrose vom 13. Oktober 1870 im XLIX. Bande der Verhandlungen des Naturforschenden Vereines in Brünn 1911, welcher als Festschrift zum Andenken an GREGOR MENDEL herausgegeben wurde.

Um die Ermittlung näherer Einzelheiten über den Lebenslauf MENDELS und seine Forschungstätigkeit haben sich, z. T. in biographischen Darstellungen, vornehmlich bemüht W. BATESON, C. CORRENS, P. KLEMENT JANETSCHKE, HUGO ILTIS, G. v. NIESSL, E. v. PROSKOWETZ, ALOIS SCHINDLER (ein Neffe MENDELS), T. v. WIESNER u. a.

Am 2. Oktober des Jahres 1910 wurde zu Brünn in Gegenwart zahlreicher offizieller Persönlichkeiten, von Vertretern wissenschaftlicher Anstalten und Korporationen und namentlich auch von vielen Mendelianern aus allen Ländern eine von Bildhauer THEODOR CHARLEMONT in Wien ausgeführte wohlgelungene Statue MENDELS aus weißem Marmor auf dem Klosterplatz, dem nunmehrigen „Gregor Mendelplatz“, in feierlicher Weise enthüllt. Die Kosten des Denkmals (ca. 67 000 Kronen) wurden zum größten Teil durch staatliche Beiträge, Beiträge von Korporationen (darunter das St. Thomasstift) und zahlreichen Privatpersonen in Österreich selbst aufgebracht. Es beteiligten sich aber auch Biologen und Freunde der Biologie der ganzen Welt mit dem beträchtlichen Betrag von 5000 Kronen. Auf dem Sockel des Standbildes, auf dem sich zwei nackte Gestalten, ein Jüngling und ein Mädchen, die rechte Hand reichen, steht in goldenen Lettern die Inschrift: „Dem Naturforscher P. GREGOR MENDEL 1822—1884 errichtet von Freunden der Wissenschaft.“

III. Biographische Notiz über Charles Naudin. Die Hauptresultate seiner Zuchtexperimente.

Am nächsten kam den MENDELSchen allgemeinen Versuchsergebnissen und Auffassungen ein Zeitgenosse MENDELS, der hervorragende französische Botaniker und Pflanzenzüchter CHARLES NAUDIN, dessen Schriften sich vielfach durch weite, fruchtbare Gesichtspunkte, auch in der Speziesfrage, auszeichnen.

CHARLES NAUDIN¹⁾, geboren den 14. August 1815 in Autun (Saône et Loire) studierte, zuerst

¹⁾ Die biographischen Notizen über NAUDIN sind der Abhandlung von L. BLARINGHEM (1911) entnommen, welche auch ein vollständiges Verzeichnis von NAUDINS Schriften enthält. BLARINGHEM hat sich, dem Beispiele von DE VRIES, CORRENS und von TSCHERMAK hinsichtlich MENDELS wissenschaftlicher Tat folgend, bemüht, die NAUDINSchen Leistungen wieder ans Licht zu ziehen.

am Collège von Bailleul in der Picardie, dann als sogenannter „maître d'études“ an anderen französischen Gymnasien (Limoux, Montpellier, Autun, Dijon). Er bestand sein „baccalauréat ès lettres“ 1836 und das „baccalauréat ès sciences“ 1837 in Dijon. Er begann seine Universitätsstudien an der medizinischen Fakultät in Montpellier, ging aber bald als Hauslehrer und Sekretär nach Paris, wo er 1839 am Muséum d'Histoire naturelle eine Anstellung als einfacher Gärtner fand. Durch angestrengte Nacharbeit vervollkommnete er seine Bildung so weit, daß er 1841 das naturwissenschaftliche Lizenziatenexamen und 1842 das Doktorexamen bestehen konnte. Er wurde sodann Gehilfe des berühmten Botanikers AUGUSTE SAINT-HILAIRE. 1846 bearbeitete er den Katalog des botanischen Gartens von Rouen. Sodann fand er eine Anstellung am Herbarium des Musée d'Histoire naturelle, an dem er 1854 zum „aide-naturaliste“ befördert wurde. Am 14. Dezember 1863 wurde er in die Akademie aufgenommen. Eine schwere Gesichtsneuralgie, in deren Gefolge unheilbare Taubheit eintrat, nötigte ihn, Paris zu verlassen und ein wärmeres Klima aufzusuchen. Er gründete gegen Ende der sechziger Jahre in Collioure (Pyrénées orientales) eine private Pflanzenzuchtanstalt. 1878, nach dem Tode von THURET, übernahm er die Direktion von dessen botanischer Anstalt in Antibes, die an den Staat übergegangen war, und starb in Antibes am 19. März 1899.

NAUDIN hat sich, hauptsächlich zwischen 1852 und 1863, sehr intensiv mit Pflanzenhybridation beschäftigt und oft mehrere aufeinanderfolgende Generationen gezogen. Er studierte besonders genau die Mosaikvererbung („hybridité disjointe“), die BLARINGHEM als NAUDINsche Vererbung zu bezeichnen vorschlägt, und die, wie wir wissen (vgl. S. 46), darin besteht, daß die antagonistischen Merkmale der beiden elterlichen Sippen am Körper der Hybriden nebeneinander, aber unverändert, auftreten. Von den von NAUDIN studierten Mosaikbastarden sind zwei, *Cytisus Adami* und die *Bizzaria*, wie wir schon wissen (vgl. S. 167, 169), in ihrem Ursprung als Geschlechtsbastarde nun freilich zum mindesten sehr zweifelhaft. Sie sind wahrscheinlich Chimären. Doch hat NAUDIN auch unzweifelhafte geschlechtliche Mosaikbastarde gezüchtet. Als solche bezeichnet BLARINGHEM die Bastarde *Datura stramonio-laevis*, *Linaria purpureo-vulgaris*, *Mirabilis longiflora-Jalapa*.

Die Regeln, welche NAUDIN herausgefunden und besonders in den Jahren 1863 (Ann. Sc. Nat. Botanique) und 1865 (Nouv. Arch. du Muséum) klar und deutlich hervorgehoben hat, die ganz modern lauten und z. T. MENDELSche Auffassungen antizipieren, sind die folgenden.

1. Die Uniformität der Bastarde der ersten Generation.
2. Die erstaunliche Vielförmigkeit der zweiten Bastardgeneration und das Wiederauftreten, in dieser oder in späteren Generationen, der zur Kreuzung verwendeten Ausgangstypen in mehr oder weniger reiner Form.
3. Die Bildung reiner Gameten.

Als Belege führen wir einige der am meisten charakteristischen Zusammenfassungen NAUDINS in getreuer Übersetzung an.

ad 1. 1865, S. 146, unter dem Titel „Die Physionomie der Hybriden“. „Will man sich eine zutreffende Vorstellung von dem Aussehen der Hybriden machen, so sind vor allem die erste Generation und die darauf folgenden auseinanderzuhalten.“

„Ich habe immer bei den von mir selbst gezüchteten Hybriden, deren Herkunft mir wohl bekannt war, eine große Uniformität im Aussehen der Individuen der ersten Generation, die von einer übereinstimmenden Kreuzung herrühren, feststellen können, welches auch ihre Zahl gewesen sein möge.“ (NAUDIN zitiert nun die Beispiele.)

„Damit soll nun indessen nicht gesagt sein, daß alle Individuen aus einer und derselben Kreuzung absolut übereinstimmen. Es kommen unter ihnen bisweilen Abweichungen vor, die aber den-

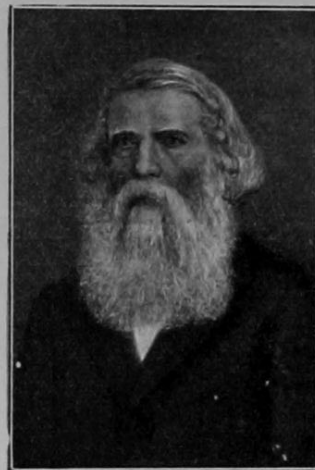


Fig. 116.

CHARLES NAUDIN.

(Cliché der „Librairie agricole“ in Paris.)

noch die allgemeine Uniformität nicht merklich stören und die, wie mir scheint, nicht über jene herausgehen, welche man häufig bei legitimen Sämlingen einer und derselben Art beobachtet.“ NAUDIN zitiert die wichtigsten von ihm beobachteten Ausnahmen von diesem „Gesetz“.

ad 2. und 3. 1863, S. 190. 1865, S. 149.

„Von der zweiten Generation an verändert sich die Physionomie der Hybriden auf die bemerkenswerteste Weise. Auf die so vollkommene Uniformität der ersten Generation folgt eine extreme Buntscheckigkeit („bigarrure“) der Formen, von denen die einen sich dem spezifisch väterlichen, die anderen dem mütterlichen Typus nähern, während einige andere den einen oder anderen dieser elterlichen Typen rein zur Schau tragen. In anderen Fällen geschieht die Annäherung an die Stammtypen nur langsam und stufenweise und hie und da kommt es vor, daß der ganze Bestand an Hybriden nach derselben Richtung neigt. Tatsächlich beginnt in der großen Mehrzahl der Fälle (vielleicht in allen) die Auflösung der hybriden Formen, die schon vielen Beobachtern aufgefallen, von anderen aber bezweifelt worden ist, die mir aber heutzutage über jeden Zweifel erhaben zu sein scheint.“

1863, S. 192 ff. 1865, S. 152 ff.

„Obschon die Tatsachen noch nicht zahlreich genug sind, um sichere Schlüsse zu gestatten, so scheint es doch, daß die Neigung der Arten, sich zu sondern, oder wenn man will, sich auf verschiedene Teile der Bastardpflanze zu lokalisieren, mit dem Alter der Pflanze wächst und daß sie sich, in dem Maße fortschreitend deutlicher zu erkennen gibt, als das vegetative Leben sich seinem Abschluß nähert, der sich einerseits in der Erzeugung von Pollen, andererseits in der Bildung von Samen kundgibt. In der Tat treten diese Spaltungserscheinungen („disjonctions“) an den organischen Endgebilden der Bastardpflanzen deutlicher in die Erscheinung, in der Nähe der Fortpflanzungsorgane. So tritt bei *Cytisus Adami* die Spaltung auf den Blütenständen ein; bei der *Bizarria* und der *Datura stramonio-laevis* zeigt sie sich an der Frucht selbst; während sich bei *Mirabilis longiflora-Jalapa* und *Linaria purpurea* die Spaltungserscheinung an der Blüte durch gesondertes Auftreten der Farben der beiden elterlichen Typen kundgibt. Diese Tatsachen lassen den Gedanken gerechtfertigt erscheinen, daß gerade der Pollen und die Eier, besonders aber der Pollen, das Endprodukt der männlichen Blüte, diejenigen Teile der Pflanze sind, bei denen die spezifische Spaltung am energischsten geschieht. Was diese Hypothese noch wahrscheinlicher erscheinen läßt, ist der Umstand, daß diese Gebilde sehr spezialisierte und sehr kleine Organe sind, ein Umstand mehr, um die Lokalisation der beiden Veranlagungen („essences“) zur vollkommeneren Durchführung gelangen zu lassen. Wenn man diese Hypothese annimmt, und ich muß sagen, daß sie mir außerordentlich wahrscheinlich erscheint, so erklären sich alle auftretenden Veränderungen sozusagen von selbst, ohne die Hypothese aber erscheinen sie im Gegenteil unerklärlich.“

„Nehmen wir an, daß sich bei *Linaria* in der ersten Hybridgeneration die Spaltung sowohl im Staubbeutel als im Inhalt des Fruchtknotens vollzogen habe; daß von den Pollenkörnern die einen ganz der väterlichen, die anderen ganz der mütterlichen Art angehören, während bei dritten die Spaltung nicht eingetreten oder erst begonnen sei; nehmen wir ferner an, daß auch bei den Eikeimen in demselben Grade eine Sonderung nach dem väterlichen und mütterlichen Typus eingetreten sei, was wird sich dann ereignen, wenn die Pollenschläuche in den Fruchtknoten hinein vordringen werden, um die Eikeime zu befruchten? Wenn der Schlauch eines Pollenkornes, das vollständig zur väterlichen Art zurückgekehrt ist, sich mit einem Ei begegnet, das sich ebenfalls ganz nach der väterlichen Seite abgespalten hat, so wird eine vollständig legitime Befruchtung stattfinden, aus welcher eine vollständig zur väterlichen Art zurückgekehrte Pflanze hervorgehen wird. Wenn dieselbe Verbindung zwischen einem Pollenkorn und einem Ei stattfindet, welche sich beide ganz nach der mütterlichen Richtung abgespalten haben, so wird eine Pflanze von der mütterlichen Art entstehen. Wenn aber die Kombination eintritt, bei welcher das Pollenkorn und der Eikeim nach entgegengesetzter Richtung differenziert sind, so wird sich wiederum eine wahre Kreuzbefruchtung vollziehen, welche

derjenigen entspricht, aus welcher die elterliche Bastardpflanze selbst hervorgegangen ist, und es wird neuerdings eine Zwischenform zwischen den beiden Spezies entstehen¹⁾. Findet die Befruchtung eines nicht spezifisch rein ausgebildeten Eies durch ein Pollenkorn statt, welches die eine oder andere Art rein repräsentiert, so wird ein Viertelbastard entstehen, und da die Abspaltungen („disjunctions“) sowohl bei den Pollenkörnern als bei den Eiern in allen Graden stattfinden, so wird aus den verschiedenen möglichen Kombinationen, die rein nur vom Zufall abhängen, jene Mannigfaltigkeit von Formen hervorgehen, die wir bei den hybriden Linarien und Petunien von der zweiten Generation an haben auftreten sehen.“

NAUDIN betont sodann noch, daß die Rückkehr zu den spezifischen Ausgangsformen durchaus nicht stets brüsk und durchaus nicht immer schon in der zweiten hybriden Generation stattfindet, sondern häufig erst nach mehr oder minder zahlreichen weiteren Generationen.

Wir wollen aus den NAUDINSchen Schriften nur noch einen Punkt von, wie wir wissen, sehr weittragender Bedeutung hervorheben. NAUDIN erörtert die Frage (1863, S. 196 und 1865, S. 156): „Gibt es Ausnahmen von dem Gesetz der Rückkehr der Hybriden zu den Ausgangsformen? Werden gewisse Hybriden konstant, samenbeständig, so daß auf diese Weise neue Arten entstehen können?“ NAUDIN verneint diese Fragen in sehr bestimmter Weise und sagt u. a.: „Was ich behaupten kann, ist das, daß keiner der von mir gezogenen Bastarde die geringste Neigung gezeigt hat, den Charakter einer Art zu bekommen („à faire souche d'espèce“). Gegenüber dem Einwand, den man erheben könnte, daß möglicherweise eine viele Generationen hindurch fortgesetzte Auswahl der streng intermediären Bastarde zum Ziele führen würde, sagt NAUDIN: „Es ist dies eine Annahme, welche durch nichts bestätigt wird und welche kein Gegengewicht gegen die von mir nachgewiesene Tatsache bilden kann, daß die hybriden Formen wenigstens in der dritten, vierten und fünften Generation nichts Fixes an sich haben und daß sie sich von einer Generation zur anderen nach der Richtung der Spezies-typen verändern, aus deren Kreuzung sie hervorgegangen sind.“

IV. Der Erbsenversuch von John Goss, 1822²⁾.

In seinem reizenden, populärwissenschaftlichen Buche „Breeding and the Mendelian Discovery“ 1911 berichtet A. D. DARBISHIRE über einen Erbsenhybridationsversuch, den JOHN GOSS ums Jahr 1820 im Dorfe Hatherleigh (Devonshire) angestellt hat und welcher mit einem der klassischen MENDELSchen identisch ist.

JOHN GOSS, Gärtnereiliebhaber, geboren in Hatherleigh, getauft 27. Juni 1787, lebte bis 1823 in Hatherleigh, siedelte dann nach Okehampton über, wo er am 31. Mai 1833 starb. Er bestimmte sein Vermögen für die Einrichtung von Bibliotheken in Hatherleigh und Okehampton. Über den in Frage stehenden Kreuzungsversuch hat er in einem Artikel in den „Horticultural Transactions“ des Jahres 1822 (S. 199—202) berichtet, welcher die Überschrift trägt: „On the Variation in the Colour of Peas, occasioned by Cross Impregnation“. Im folgenden teilen wir die Hauptstelle aus der kurzen Mitteilung in genauer Übersetzung mit, wobei darauf aufmerksam zu machen ist, daß Blau im vorliegenden Falle synonym ist mit Grün und Weiß mit Gelb. „Im Sommer 1820 entfernte ich aus einigen Blüten der Erbsensorte „„Prolific blue““ die Staubgefäße und imprägnierte am nächstfolgenden Tage ihre Fruchtknoten mit Blütenstaub einer Zwergerbse („„dwarf Pea““). Ich erhielt aus dieser Befruchtung drei Samenhülsen. Als ich diese im

¹⁾ Die gesperrt gedruckten Sätze sind vom Verfasser dieses Buches hervorgehoben.

²⁾ Es wird neuestens darauf hingewiesen, daß 1822 ALEXANDER SETON und 1823 ANDREW KNIGHT, auch in der Londoner Horticultural Society, über Kreuzungsversuche mit Erbsen mit MENDELSchen Resultaten berichteten.

nächsten Frühling öffnete, um die Samen zu säen, fand ich zu meiner großen Überraschung, daß die Farbe der Erbsen nicht tiefblau war, wie bei der Mutterpflanze, sondern gelblichweiß, wie bei der elterlichen Pollenpflanze. Nicht minder überrascht war ich, als ich am Ende des Sommers fand, daß aus diesen weißen Samen einige Hülsen hervorgegangen waren, in denen sich lauter blaue Samenkörner befanden, einige andere mit lauter weißen Samen und viele mit beiderlei Samen (blauen und weißen) in derselben Hülse. Im letzten Frühjahr sonderte ich alle blauen Bohnen von den weißen und säte jede Farbensorte in getrennten Reihen; und jetzt finde ich, daß Blau ausschließlich Blau erzeugt, während in der Ernte aus den weißen Samen einige Hülsen nur weiße Samen, andere blaue und weiße gemischt durcheinander enthielten.“

V. Die Außenmerkmale und die Faktorenlehre.

Seit ihrer Wiederentdeckung im Jahre 1900 hat die Lehre von den Erbinheiten, die MENDEL in genialer Weise begründete, nach verschiedenen Richtungen hin, wie wir schon in der allgemeinen Orientierung (I. Hauptteil) hervorhoben, wichtige Umgestaltungen, Erweiterungen und Vertiefungen erfahren, die zum Teil schon in der Einleitung erwähnt worden sind und für welche in dem nachfolgenden speziellen Teile zahlreiche Belege aus dem Gebiete der Zoologie vorgeführt werden, die wir der regen experimentellen Vererbungsforschung des letzten Jahrzehntes verdanken. Zur vorläufigen Orientierung wollen wir die Hauptpunkte ausführlicher hervorheben.

MENDEL hatte es bei seinen Kreuzungsanalysen mit den äußeren Eigenschaften zu tun. Seine Dominanzregel, die Spaltungsregel, der Nachweis der Selbständigkeit und freien Kombinationsfähigkeit bezogen sich auf diese äußeren Merkmale. Doch erwähnt schon MENDEL Gruppen von Merkmalen, die sich bei der Kreuzungsanalyse ganz wie untrennbare, einheitliche Merkmale, wie Erbinheiten verhalten, die also als Gruppen dominieren, als Gruppen sich kombinieren und als Gruppen sich wieder trennen. Unter den Merkmalen der Erbsenformen, welche er bei seinen Kreuzungsversuchen berücksichtigte, erwähnt er an dritter Stelle die Färbung der Samenschale. „Diese ist entweder weiß gefärbt, womit auch konstant die weiße Blütenfarbe verbunden ist, oder sie ist grau, graubraun, lederbraun mit oder ohne violette Punktierung, dann erscheint die Farbe der Fahne violett, die der Flügel purpurn, und der Stengel an den Blattachsen rötlich gezeichnet.“ Bei der Kreuzung dominiert die ganze zweite Gruppe von Merkmalen einheitlich über die erste, und in der F_2 -Generation tritt die erste, rezessive Gruppe einheitlich, unverändert wieder auf, im Zahlenverhältnis von 1 : 3 zu der dominanten. Die ganze Gruppe ist eine mendelnde Einheit, um den jetzt allgemein gebräuchlichen, von DE VRIES eingeführten Ausdruck „mendeln“ für die Erscheinungen der alternativen Vererbung zu gebrauchen. Es lag deshalb nahe, anzunehmen, daß in den Gameten irgendein einheitliches Etwas vorhanden ist, dessen Vorhandensein die Entwicklung der ganzen Gruppe von äußeren Eigenschaften bedingt, das z. B. die Samenschale braun, die Fahne violett, die Flügel purpurn und den Stengel

an den Blattachsen rötlich werden läßt. In der Tat nötigen zahllose Resultate der fortgesetzten exakten Kreuzungsanalyse bei Pflanzen und Tieren zu einer scharfen Unterscheidung der am Soma sichtbar, oder allgemeiner gesagt, mit den Sinnen wahrnehmbar werdenden Eigenschaften oder Merkmalen von den durch die Kreuzungsanalyse nachweisbaren inneren Erbeinheiten, deren Wirksamkeit unter bestimmten Umständen und bei bestimmten Kombinationen äußere Eigenschaften oder Gruppen von Eigenschaften zur Entfaltung bringt. Dieses einheitliche Etwas, das schon in den Gameten enthalten ist, hat verschiedene Namen erhalten. Man nennt es einen Erblichkeitsfaktor, eine Erbeinheit, „unit character“, oder mit JOHANNSEN ein „Gen“. Wir werden diese letztere Bezeichnung am häufigsten gebrauchen. Hauptsächlich CUÉNOT, CORRENS, BATESON und TSCHERMAK haben das Verdienst, diese „Faktorenhypothese“ zuerst begründet zu haben.

Was ein Faktor, ein Gen wirklich ist, wissen wir nicht (vergl. S. 1). Wir kennen nach sorgfältiger Kreuzungsanalyse bloß die Wirkungen von Genen oder wenigstens einen Teil ihrer Wirkungen. Die moderne experimentelle Vererbungsforschung stellt sich als vorläufig nächste Hauptaufgabe — und es ist ein großes erstrebenswertes Ziel —, die verschiedenen durch ihre Wirkungen unter gegebenen Verhältnissen charakterisierten Gene, welche Sippen: Stämme, Varietäten, Rassen und Arten unterscheiden, festzustellen, die genotypische Beschaffenheit der variierenden Formen zu erforschen, die differentiellen Erbformeln zu ermitteln, so daß sich das Resultat von Kreuzungen innerhalb der Schranken der mathematischen Wahrscheinlichkeits- und Fehlergesetze, bei großen Zahlen mit großer Genauigkeit, vorausberechnen läßt. Wir wissen nicht einmal mit Sicherheit, ob die Gene materieller Natur, ob sie Stoffteilchen sind; obschon wohl die meisten Forscher zu dieser Annahme hinneigen und mit DE VRIES, WEISMANN, BOVERI und anderen vermuten, daß die Gene durch irgendwelche einheitliche, autonome Teile in der chromatischen Substanz repräsentiert sind, durch solche, die sich chemisch voneinander unterscheiden.

Die Art der Beziehungen der Gene oder Faktoren zu den äußerlich wahrnehmbaren Erscheinungen, die von ihnen abhängen, charakterisiert BAUR sehr treffend, indem er sie mit den Beziehungen vergleicht, die zwischen dem molekularen Aufbau, der chemischen Formel, irgendeines Stoffes und dessen Eigenschaften, wie spezifischem Gewicht, Geruch, Farbe, Geschmack usw., existieren. Es wird dann auch nicht auffällig erscheinen, „daß ein und dieselbe Erbeinheit eine ganze Reihe von verschiedenen Außeneigenschaften beeinflußt, ebenso wird ja z. B. durch Einführung eines Wasserstoffatoms in das Benzolmolekül nicht bloß eine Eigenschaft des Benzols, etwa sein Geruch, verändert, sondern sehr zahlreiche Eigenschaften“.

Wenn einerseits ein Gen unter Umständen sich durch verschiedene Merkmale an verschiedenen Körperstellen äußern kann — PLATE nennt solche Gene pleiotrope Gene —, so kann andererseits ein äußerlich einheitliches Merk-

mal durch mehrere verschiedenartige Gene bedingt sein. So kommt z. B. die wildgraue Haarfarbe der Nager durch das Zusammenwirken von drei Faktoren zustande, einem Gen, das die Bildung von Farbstoff ermöglicht, einem speziellen Gen für schwarzes Pigment in den Haaren und einem Gen, das die einzelnen Haare gesprenkelt macht. Fehlt auch nur eines dieser Gene, so kommt auch keine wildgraue Haarfarbe zustande. PLATE spricht von der *Komplextheorie*, speziell der Tierfarben, und nennt die Gene, welche zusammenwirken müssen, damit eine äußere Eigenschaft in die Erscheinung trete, „*Konditionalfaktoren*“. Ein und dieselbe äußere Erscheinung kann aber sicher auch durch zwei oder mehr gleichartige Gene bedingt sein. Diesen bedeutsamen Nachweis hat vor allem NILSSON-EHLE bei seinen wichtigen Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen geleistet. Es ist durchaus nicht ausgeschlossen, daß fortgesetzte Untersuchungen über die *Polymerie*, wie ich diese Erscheinung genannt habe (siehe S. 90), ergeben werden, daß die intermediäre Vererbung mit (wenigstens scheinbar) rein züchtenden Bastardrassen nur ein besonderer Fall der alternativen, MENDELSchen Vererbung ist. Es ist der Nachweis erbracht, daß die rote Farbe durch drei selbstständig mendelnde Gene, von denen jedes für sich allein rot macht, die sich in ihren Wirkungen aber summieren, bedingt sein kann. Solche gleichartige Gene habe ich *Genomeren* genannt. Die Frage der Polymerie wird in einem besonderen Abschnitt, unter besonderer Bezugnahme auf die CASTLESchen Untersuchungen über die Erbliehkeitsverhältnisse der Ohrenlänge der Kaninchen, ganz ausführlich diskutiert werden, und es sei hier nur erwähnt, daß die die Polymerie bedingenden autonomen Gene nicht etwa identisch, sondern nur in ihren Wirkungen mit Bezug auf ein bestimmtes, untersuchtes Außenmerkmal, für unsere Sinne sehr ähnlich zu sein brauchen.

VI. Die Dominanzerscheinung nicht charakteristisch für die alternative Vererbung.

Es hat sich bald nach der Wiederentdeckung der MENDELSchen Regeln herausgestellt, daß die Dominanzerscheinung durchaus nicht als eine konstante Begleiterscheinung der MENDELSchen Vererbung gelten darf. Wir wiederholen das, weil es sehr wichtig ist. Dies hat zuerst und ganz besonders CORRENS festgestellt. Unter den Zoologen später namentlich BATESON und dann viele andere. Merkmale, die im übrigen typisch mendeln, also in der F_2 -Generation spalten, zeigen im heterozygotischen Zustand, also wenn die beiden antagonistischen Merkmale, die beiden Allelomorpha, gepaart sind, eine intermediäre Ausbildung. Sie folgen dem sogenannten *Zea-* oder *Mirabilistypus*. Lebhaft rot gepaart mit weiß gibt bei gewissen Pflanzen blaßrote F_1 -Heterozygoten, die in der F_2 -Generation spalten in $\frac{1}{4}$ lebhaft rote Homozygoten, $\frac{2}{4}$ blaßrote Heterozygoten und $\frac{1}{4}$ weiße Homozygoten. CORRENS vermutet, wohl mit Recht, daß in vielen Fällen die Dominanz nur eine scheinbare ist. Ein fiktives Beispiel (mit dem sich aber gewiß tatsächliche Verhältnisse decken) zur Erläuterung: Wir können leicht einsehen, daß schon eine gewisse mäßige Dichtigkeit von schwarzen Pigmentkörnchen den Eindruck von Tiefschwarz hervorruft, wenn nur die pigmentierte Schicht dicht genug ist. Lagern sich die Pigmentkörnchen doppelt, dreifach, zehnfach so dicht, so bleibt eben die Farbe — sie kann für uns nicht schwärzer als schwarz sein — dieselbe. Kreuze ich solches Tiefschwarz (das von sehr dicht gelagerten Pigmentkörnchen herrührt) mit Weiß, so kann der heterozygotische Zustand recht wohl in Wirklichkeit intermediär sein, d. h. nur die Hälfte der Pigmentkörnchen des P_1 -Schwarz enthalten, und trotzdem uns so tiefschwarz erscheinen, daß wir das heterozygotische Schwarz nicht von dem homozygotischen zu unterscheiden vermögen.

VII. Nochmals Dominanz und Epistase. Nochmals die „Presence and Absence“ Theorie.

Es hat sich bald gezeigt, daß die MENDELSche Lehre von der paarweisen Vereinigung von je zwei antagonistischen, positiven Merkmalen in den Heterozygoten und von ihrem reinlichen Wiederauseinandergehen bei der Bildung der Gameten sich nicht aufrechterhalten läßt. Besonders die Fälle des Kreuzungsatavismus und Erscheinungen ähnlicher Art ließen sich nicht mit jener Lehre in Einklang bringen. Es wurde hierüber schon in der vorläufigen Orientierung (I. Hauptteil) einiges gesagt. Wir wollen hier nochmals schematisch den Verlauf eines fiktiven Hybridationsexperimentes darstellen, mit dem sich die ursprüngliche MENDELSche Vorstellungsweise nicht in Einklang bringen läßt. Tatsächlich verlaufen sehr zahlreiche Kreuzungsexperimente nach diesem Schema. Wir kreuzen homozygotisch reines Schwarz mit homozygotisch reinem Gelb, nämlich mit einer gewissen Sorte von sogen. rezessivem Gelb. Dann werden alle F_1 -Heterozygoten ausnahmslos schwarz. Schwarz „dominiert“ über Gelb. Wir züchten nun die schwarzen F_1 -Heterozygoten weiter. Nach der MENDELSchen Lehre müßte in einem solchen Falle die F_2 -Generation ausnahmslos spalten in schwarze und gelbe Varianten im Zahlenverhältnisse von 3 : 1.

Wenn wir nach der Darstellungsweise von MENDEL das dominierende Merkmal Schwarz mit A bezeichnen und das mit ihm gepaarte rezessive Merkmal Gelb mit a , so würde, mit Symbolen dargestellt, das Hybridationsexperiment folgenden Verlauf nehmen:

P_1 -Generation:	AA	×	aa
	schwarz		gelb
Gameten:	A	×	a
F_1 -Generation:	Aa		
Gameten:	A	×	A
	a		a
F_2 -Generation:	AA	+	Aa
	schwarz		schwarz
		+	aa
			gelb

Nun konstatieren wir aber, daß die F_2 -Generation in manchen Fällen tatsächlich nicht nach der MENDELSchen Voraussicht ausfällt, daß zwar schwarze und gelbe wirklich auftreten, aber nicht im Zahlenverhältnis 3 : 1. Neben den schwarzen und gelben treten zu unserer Überraschung ganz neue Varianten auf, nämlich braune, und ich stelle fest, daß das Zahlenverhältnis, in welchem die schwarzen, braunen und gelben Glieder der F_2 -Generation zueinander stehen, 12 : 3 : 1 ist. Für das Tierreich hat CUÉNOT zuerst gezeigt, wie eine solche Erscheinung sich restlos erklärt. Bei ihm handelte es sich um den bekannten Kreuzungsatavismus bei Mäusen. Kreuzt man eine schwarze Maus mit einer wilden albinotischen Maus, so besteht die F_1 -Generation ausschließlich aus wildgrauen Mäusen. Bei Inzucht der wildgrauen Heterozygoten erhält man dann in der F_2 -Generation graue, schwarze und weiße Mäuse im Zahlenverhältnis 12 : 3 : 1.

Die CUÉNOTSche Erklärung, in die modernste Form gekleidet, die von BATESON geprägt wurde, ist, auf unser schematisches Kreuzungsexperiment angewandt, folgende. Die Gene für Schwarz, Braun und Gelb stehen zueinander nicht im Verhältnis von Allelomorpha, von antagonistischen Merkmalen, von denen das eine dominant, das andere rezessiv wäre. Wir haben es ja auch mit drei Merkmalen nicht bloß mit den zwei eines Paares zu tun. Diese Gene brauchen sich bei der Gametenbildung auch gar nicht zu trennen, auf verschiedene Gameten zu verteilen, sondern sie können in einer und derselben Gamete nebeneinander vorkommen und stehen dann zueinander in einem hierarchischen Verhältnis der Überordnung und Unterordnung, der Epistase und Hypostase nach der BATESONschen Terminologie (1907). Das rezessive Allelomorph zu dem Gen für Schwarz ist nicht das Gen für Gelb oder das Gen für Braun, sondern das Fehlen des Gens für Schwarz. Das rezessive Gen zu Braun ist nicht das Gen für Gelb, sondern das Fehlen des Gens für Braun. BATESON nannte diese Annahme (1907) die „Presence and Absence“-Hypothese. Wir haben sie die Hypothese der positiven und negativen Gene oder Faktoren genannt. Sie findet sich in ihren ersten, deutlichen Keimen schon 1902 und 1905 bei CORRENS. Klipp und klar hat sie HURST 1906 an der „International

Genetics Conference“ entwickelt und scharf hervorgehoben, daß unter „absence“ das tatsächliche, wirkliche Fehlen eines Gens in den Keimzellen und nichts anderes zu verstehen sei. Nach dieser Hypothese, die eine Fülle von Hybridationserscheinungen zwang- und restlos erklärt, und die namentlich von BATESON und seiner Schule, ferner von BAUR, CASTLE, SHULL, NILSSON-EHLE, mir selbst u. a. konsequent durchgeführt worden ist, steht also immer dem Vorhandensein eines Gens sein Fehlen antagonistisch als Allelomorph gegenüber, einem positiven Faktor sein negatives Allelomorph. Das Verhältnis von Dominanz und Rezessivität besteht immer nur zwischen dem Vorhandensein eines Gens und dessen Fehlen, zwischen einem positiven und negativen Faktor. Wir brauchen uns nicht mehr den Kopf zu zerbrechen über die Bedeutung der früher so rätselhaften Dominanzerscheinung. Die verschiedenen Auffassungen, die sich alle als falsch oder unzulänglich erwiesen haben, wie namentlich die, daß das phylogenetisch ältere Merkmal über das jüngere dominiert, fallen alle als gegenstandslos dahin. Es ist ja selbstverständlich, daß das Vorhandensein eines Faktors über sein Fehlen dominiert. Die Reinheit der Gameten bezieht sich nur auf das Vorkommen oder Fehlen eines Faktors. Bei der Gametenbildung der Heterozygoten erhält durchschnittlich die eine Hälfte der Gameten den betreffenden Faktor, das betreffende positive Gen, die andere Hälfte geht leer aus. Man drückt sich aber der Bequemlichkeit halber und um mit Erbformeln operieren zu können, so aus, daß man sagt: die eine Hälfte der Gameten erhält das positive Gen, die andere dessen negatives Allelomorph. Das positive Gen, das Vorhandensein eines Faktors wird mit einem großen Buchstaben bezeichnet, sein Fehlen durch den entsprechenden kleinen Buchstaben. Diese Schreibweise sollte ganz konsequent durchgeführt werden. Positive und negative Gene schließen sich in den Gameten aus, dagegen können in einer Gamete alle verschiedenen positiven Faktoren gleichzeitig nebeneinander vorkommen.

Wir schreiten nun zur Erklärung unseres supponierten Kreuzungsversuches vom Standpunkte der Hypothese der positiven und negativen Faktoren. Wir nehmen an, zahlreiche Kreuzungsversuche und allerhand Kontrollzuchten haben ergeben, daß folgende Faktoren vorkommen:

M Gen für Schwarz; *m* Fehlen dieses Gens;
Ph Gen für Braun; *ph* Fehlen dieses Gens;
L Gen für Gelb; *l* Fehlen dieses Gens.

Es hat sich ergeben, daß *M* epistatisch sowohl zu *Ph* als zu *L* ist. Schwarz verdeckt Braun und auch Gelb. *Ph* ist aber selbst wieder epistatisch zu *L*. Braun verdeckt Gelb. Das will uns fast selbstverständlich erscheinen, ist es aber, wie wir erfahren werden, nicht. Das Verhältnis der Epistase oder Überordnung kann durch das in der Mathematik übliche Zeichen $>$ (= größer als), dasjenige der Hypostase oder Unterordnung durch das Zeichen $<$ (= kleiner als) dargestellt werden. Im allgemeinen stehen nur gleichartige Faktoren, z. B. die verschiedenen Farben, zueinander in einem Verhältnis von Über- und Unterordnung. Wir erhalten folgende tabellarische Übersicht des Verlaufes unseres fiktiven Zuchtversuches.

<i>P</i> ₁ -Generation:	<i>MM</i> $>$ <i>Ph Ph</i> $>$ <i>LL</i>	\times	<i>mm ph ph LL</i>
Differentialformeln.	homozygotisch schwarz		homozygotisch gelb
Gameten:	<i>M Ph L</i>	\times	<i>m ph L</i>
<i>F</i> ₁ -Generation:	<i>Mm Ph ph LL</i>		
	heterozygotisch schwarz		
Gameten, 4 Arten:	<i>M Ph L</i>		<i>M Ph L</i>
	<i>M ph L</i>	\times	<i>M ph L</i>
	<i>m Ph L</i>		<i>m Ph L</i>
	<i>m ph L</i>		<i>m ph L</i>

Daraus ergeben sich, wie die nachfolgende Kombinationstabelle zeigt, für die *F*₂-Generation 16 Kombinationen mit 3 äußerlich verschiedenen Phänotypen, nämlich Schwarz, Braun und Weiß im theoretischen, tatsächlich verwirklichten Zahlenverhältnis 12 : 3 : 1

Gameten	<i>M Ph L</i>	<i>M ph L</i>	<i>m Ph L</i>	<i>m ph L</i>
<i>M Ph L</i>	<i>MM Ph Ph LL</i> schwarz	<i>MM Ph ph LL</i> schwarz	<i>M m Ph Ph LL</i> schwarz	<i>M m Ph ph LL</i> schwarz
<i>M ph L</i>	<i>MM Ph ph LL</i> schwarz	<i>MM ph ph LL</i> schwarz	<i>M m Ph ph LL</i> schwarz	<i>M m ph ph LL</i> schwarz
<i>m Ph L</i>	<i>M m Ph Ph LL</i> schwarz	<i>M m Ph ph LL</i> schwarz	<i>mm Ph Ph LL</i> braun	<i>mm Ph ph LL</i> braun
<i>m ph L</i>	<i>M m Ph ph LL</i> schwarz	<i>M m ph ph LL</i> schwarz	<i>mm Ph ph LL</i> braun	<i>mm ph ph LL</i> gelb

Ich mache nun aber, um mit fiktiven Beispielen fortzufahren, bei fortgesetzten Kreuzungsversuchen die Erfahrung, daß bei gewissen Kreuzungen einer reinen schwarzen mit einer reinen gelben Rasse in den späteren Generationen Braun niemals auftritt. Der Fall läßt sich durch Kontrollversuche leicht aufklären. Es ergibt sich, daß ich eine andere Rasse (zwar auch eine reine) von Schwarz zur Kreuzung benutzt habe, nämlich eine solche, welcher ein positiver Faktor für Braun fehlt und deren Differentialformel ist *MM ph ph LL*. Ich erhielt in der F_2 -Generation bloß schwarze und gelbe im reinen MENDELSchen Zahlenverhältnis 3 : 1. Dies wird aus der folgenden tabellarischen Aufstellung ohne weiteres verständlich.

P_1 -Generation: *MM ph ph LL* × *mm ph ph LL*
homozygotisch schwarz homozygotisch gelb
ohne hypostatisches Braun

Gameten: *M ph L* × *m ph L*

F_1 -Generation: *M m ph ph LL*
heterozygotisch schwarz
ohne hypostatisches Braun

Gameten: *M ph L* × *M ph L*
m ph L × *m ph L*

F_2 -Generation: *MM ph ph LL* + *M m ph ph LL* + *m M ph ph LL* + *mm ph ph LL*
homozygot. schwarz heterozygot. schwarz heterozygot. schwarz gelb
3 schwarz : 1 gelb

In einigen Fällen scheint die Präsenz- und Abwesenzmethode zu versagen, in solchen nämlich, in welchen das Fehlen eines Merkmals über dessen Vorhandensein dominiert oder zu dominieren scheint. Einer der bekanntesten Fälle ist der des Dominierens der Bänderlosigkeit über den gebänderten Zustand bei den Hain- und Gartenschnecken, *Tachea nemoralis* und *T. hortensis* (vergl. S. 53). Man hilft sich, im Interesse der Einheitlichkeit und Übersichtlichkeit der symbolischen Darstellung, das nie preisgegeben werden darf, in der Weise, daß man sagt: das Fehlen der Bänderung ist einem Hemmungsgen, also einem aktiven, positiven Gen zuzuschreiben. Fehlt dieses Gen, so entwickelt sich ungehemmt die Bänderung. Wem eine solche Darstellung gekünstelt erscheint und wer ohne die Vorstellung materieller Substrate nicht auskommt, dem ist bald geholfen. Er braucht bloß an Antitoxine oder an Antikatalysatoren oder Paralysatoren zu denken, Stoffe, welche die Katalyse aufheben. Die Vorstellung, daß die Bänderlosigkeit einem aktiven Hemmungsgen zuzuschreiben sei, ist übrigens, von ge-

wissen Gesichtspunkten aus, geradezu willkommen. Alles spricht dafür, daß der fünfbändige Zustand bei der ganzen riesigen *Helix*-Gruppe *Pentataenia* der ursprüngliche ist. Wir nehmen an, die Anlage für den fünfbändigen Zustand sei bei allen Individuen aller Arten der *Pentataeni*-Gruppe vorhanden. Sekundär aufgetretene Hemmungsgene für alle oder einzelne Bänder haben alle oder einzelne Bänder bei gewissen Varietäten unterdrückt. Beim Ausfall solcher Hemmungsgene tritt wieder der ursprüngliche Zustand hervor.

Wir wollen nicht unterlassen, nochmals zu betonen, daß jedes Hemmungsgen ein positiver, wirksamer Faktor ist, der unter allen Umständen mit einem großen Buchstaben bezeichnet werden muß und dem, mit dem gleichen aber kleinen Buchstaben bezeichnet, sein Fehlen als rezessives Allelomorph gegenübergestellt werden muß. Bis in die neueste Zeit wimmelt es in der Literatur von fehlerhaften Darstellungen, etwa von der Art, daß von dem negativen Allelomorph *a* des Gens *A* für Entwicklung von schwarzem Pigment gesagt wird, daß es die Entwicklung von *A* hemme. Nicht daß diese Auffassung an und für sich nicht möglich wäre. Spricht man aber von einem Hemmungsgen des schwarzen Pigmentes, so muß man es mit einem großen Buchstaben, etwa *A*, bezeichnen; dann bedeutet *a* Fehlen dieses Hemmungsgens, in diesem Falle gleichbedeutend mit Schwarz.

VIII. Plates Grundfaktor-Supplement-Theorie.

Wir haben uns hier mit PLATES „Grundfaktor-Supplement-Theorie“ auseinanderzusetzen, welche eine nach unserer Ansicht fehlerhafte Darstellung und Auffassung geradezu sanktioniert. Bei der Diskussion der Begriffe „Epistase“ und „Hypostase“ und der „Presence- und Absence“-Hypothese gelangt PLATE (1910 b, S. 544) zu der Annahme, daß

„im Gegensatz zu BATESON und HAGEDOORN, welche den rezessiven Zustand als wirkliche Abwesenheit des betreffenden Faktors deuten, das Fehlen einer Eigenschaft durch ein bestimmtes materielles Teilchen bedingt wird, während der positive Zustand hervorgerufen wird, indem noch ein neues Körperchen x , etwa ein Enzym, hinzutritt; also z. B. $c =$ die Pigmentanlagen werden gehemmt, daher weiße Farbe; $c + x = C =$ die Pigmente gelangen zur Entfaltung. So allein ist es verständlich, daß häufig durch das Zusammenwirken mehrerer rezessiver Erbinheiten eine bestimmte Eigenschaft ausgelöst wird, z. B. hellbraune Farbe der Mäuse durch $Cgbd^1$, der einfache Kamm der Hühner durch pr^2). Es wäre richtiger, jenes Körperchen, welches einem Merkmalspaar zugrunde liegt, als „Grundfaktor“ zu bezeichnen; er ist rezessiv und aus ihm geht durch Hinzutritt eines „Supplementes“ der dominante Zustand hervor. Die „presence- und absence“-Theorie ist daher richtiger als „Grundfaktor-Supplement-Theorie“ zu bezeichnen.“ „Ich habe im Gespräch mit Züchtern öfters gefunden, daß es ihnen schwer verständlich erscheint, wie durch zwei rezessive Erbinheiten, also durch zwei fehlende Eigenschaften, ein positives Merkmal erzeugt werden soll. Dieser begreifliche Irrtum wird durch die vorgeschlagene Fassung vermieden. Da es Fälle gibt, in denen der Mangel einer Eigenschaft dominiert über den Besitz derselben (so z. B. bei Gerste grannenlos über begrannt, bei *Helix hortensis* ungebändert über gebändert, bei manchen Rindern ungehörnt über gehörnt,) so wird man annehmen müssen, daß das Supplement zuweilen auch hemmend, aufhebend wirken kann. Es wäre z. B. „gebändert“ + x in der äußeren Erscheinung = ungebändert. Wir müssen vermuten, daß

¹⁾ $Cmym p$ nach unserer Schreibweise.

²⁾ P ist das Gen für den Erbsenkamm; p das Fehlen desselben. R ist das Gen für den Rosenkamm; r das Fehlen desselben.

immer das Vorhandensein des Supplements dominiert über das Fehlen desselben, gleichviel, ob der Grundfaktor durch das Supplement einen positiven oder einen negativen Charakter erhält.“

Wir vermögen nicht, in dieser „Grundfaktor-Supplement-Theorie“ irgend-einen Fortschritt zu erblicken. Sie scheint uns vielmehr eine bedauerliche Verwirrung anzurichten, wie schon aus unseren obigen Erörterungen hervorgeht, denen wir noch folgende Überlegungen hinzufügen, die JOHANNSEN meisterhaft in allen Einzelheiten entwickelt hat (1909, S. 303 ff.). Wenn wir auch auf dem Boden der Faktorentheorie stehen, so müssen wir uns doch darüber klar sein, daß der sicheren Erforschung der genotypischen Beschaffenheit eines Organismus vorläufig enge Grenzen gesteckt sind. Wir sind weit davon entfernt, auch nur einen größeren Teil der physiologischen und morphologischen Merkmale irgendeines Organismus durch eine „Erbformel“ ausdrücken zu können. Zur Ermittlung der genotypischen Zusammensetzung einer Tier- oder Pflanzenform, zum Nachweis ihrer Gene, haben wir zurzeit ein einziges, sicheres Mittel: die Kreuzungsanalyse. Diese versagt aber ja schon fast vollständig, wenn es sich um die experimentelle Analyse von Artunterschieden handelt. Gerade die entscheidenden F_2 - und F_3 -Generationen vermögen wir ja bei Artkreuzungen so zu sagen nie zu ziehen. Wir können persönlich überzeugt sein, daß der gesamte Organismus das Produkt des Zusammenwirkens einer großen Anzahl von Genen ist; beweisen können wir das heutzutage keineswegs. Wir können nur Analogieschlüsse und Wahrscheinlichkeitsargumente ins Feld führen. Unsere Erbformeln sind also nur Differentialformeln, die sich allerhöchstens auf Artdifferenzen beziehen. Es ist zurzeit noch keine einzige Artdifferenz kreuzungsanalytisch auch nur einigermaßen genauer untersucht. Das einzige, was wir sicher behaupten können, ist das, daß, wenn die ganze „Erscheinung“ irgendeines Organismus durch Gene bedingt wird, in dem (nicht analysierten) spezifischen genotypischen Grundstock, der offenbar allen Linien, Stämmen, Sippen, Rassen, Varietäten usw. einer Organismenart gemeinsam zukommt, der eben das spezifische ausmacht, alle Gene, mit Ausnahme etwa von kryptomeren, homozygotisch vorkommen müssen. Der spezifische, genotypische Grundstock ist homozygotisch. Denn ein einziges heterozygotisches Vorkommen wäre ja gleichbedeutend mit einer erblichen Variabilität innerhalb der Art. Nehmen wir nun an, wir hätten alle erblichen Abänderungen innerhalb einer Art experimentell durchforscht und können sie auf eine bestimmte Zahl von genau charakterisierten Genen zurückführen und durch differentielle Erbformeln ausdrücken. Dann bleibt der spezifische genotypische Grundstock nicht analysiert und vorläufig auch nicht oder nur sehr beschränkt analysierbar zurück. Zu diesem Grundstock gehört beispielsweise bei den *Tachea*-arten das Merkmal der Fünfbändrigkeit. Zweifellos sind alle Individuen der *Tachea*-arten homozygotisch fünfbändrig. Vielleicht wird die Fünfbändrigkeit durch ein besonderes Gen bedingt. Zu dem nicht analysierten Grundstock können nun alle nachgewiesenen Gene hinzutreten, deren Wirksamkeit in irgendeiner äußeren Veränderung des Grundstockes bestehen. Verschiedene Gene hemmen oder fördern den Grundstock, gestalten ihn um und fügen neues hinzu. Tritt zum genotypischen Grundstock einer *Tachea* ein Hemmungsgen für sämtliche fünf

Bänder hinzu, so tritt die ungebänderte Varietät in die Erscheinung. Fehlt dieses Hemmungsgen (es handelt sich klipp und klar um das wirkliche Fehlen), so treten natürlich die spezifischen fünf Bänder in die Erscheinung. Gesellt sich das Gen für Pigmentbildung hinzu, so werden die verschiedenen Bänder pigmentiert, fehlt es, so sind eben die vorhandenen Bänder pigmentlos; tritt ein Bänderverbreiterungsgen hinzu, so fließen die Bänder zusammen, fehlt es, so bleiben eben die schmalen Bänder getrennt. — Ist es denn schwer zu verstehen, daß beispielsweise beim Fehlen aller Hemmungsgene und des Pigmentierungsgens die pigmentlose Bänderung, die dem nicht analysierten, homozygotischen, genotypischen Grundstock angehört, in die Erscheinung tritt? Ein Gen läßt sich sicher als solches nur nachweisen, wenn es als Gewinnmutation bei kreuzungsanalytisch untersuchbaren Vertretern einer bisher homozygotischen, einheitlichen Sippe neu aufgetreten oder als Verlustmutation in Wegfall gekommen ist.

B. Die Schreibweise der Symbole und genotypischen Differentialformeln.

Hierin herrscht noch keine Einheitlichkeit und es wäre, was wir wiederholt angeregt haben, eine internationale Vereinbarung sehr zu begrüßen.

MENDEL bezeichnete, wie wir wissen, ein dominantes Merkmal mit einem großen Buchstaben und das ihm bei der Kreuzung gegenübergestellte, rezessive Merkmal mit dem nämlichen, aber kleinen Buchstaben.

Bei Monohybridismus bezeichnete er das einzige Paar Allelomorpha mit A und a .

Bei Polyhybridismus charakterisierte er jedes neu hinzutretende Merkmalspaar mit dem in alphabetischer Reihenfolge nächstfolgenden Buchstabenpaar. Also A und a , B und b , C und c usw. Nur wenn ein Merkmal heterozygotisch vorkommt, schreibt er beide Buchstaben, also Aa oder Bb oder Cc . Wenn dagegen ein Merkmal, sei es ein dominierendes oder ein rezessives, homozygotisch repräsentiert ist, so schrieb er den betreffenden Buchstaben nur einmal. $ABbcd$ z. B. bedeutete nach MENDEL, daß das dominierende Merkmal A und die beiden rezessiven Merkmale c und d homozygotisch, das dominierende Merkmal B dagegen heterozygotisch vorkommt.

Diese Schreibweise ist vielfach beibehalten worden.

Da aber jeder Organismus direkt oder indirekt, letzteres durch eingeschaltete parthenogenetische oder ungeschlechtliche Generationen, aus einer Zygote hervorgeht, die das Produkt der Verschmelzung von zwei Gameten ist, so hat man der paarweisen Vereinigung von Erbteilen auch in der Schreibweise der Formeln Ausdruck zu verleihen.

Einige Forscher, z. B. CASTLE, bezeichnen das homozygotische Vorkommen eines Faktors dadurch, daß sie dem Symbol den Index 2 rechts unten hinzufügen. CASTLE würde also die MENDELSche Formel $ABbcd$ so schreiben: $A_2Bbc_2d_2$.

Gegen diese Schreibweise ist prinzipiell nichts einzuwenden. Sie ist vielleicht aber doch etwas weniger übersichtlich, als die folgende, die immer mehr bevorzugt wird. Man schreibt, wenn die genotypische Konstitution der Zygoten angegeben werden soll, jeden Buchstaben doppelt und wenn man diejenige der Gameten ausdrücken will, jeden Buchstaben einfach. Dadurch kommt einerseits die zweifelterliche Entstehung des Organismus, andererseits die Spaltung, das Auseinandergehen der väterlichen und mütterlichen Anlagen bei der Gametenbildung, die Bildung reiner Gameten, sehr klar zum Ausdruck. Man würde also für die MENDELSche Formel $A B b c d$ schreiben:

Zygoten, resp. die sich daraus entwickelnde Person: $A A B b c c d d$.
 Gameten dieser Person $A B c d$
 und $A b c d$.

Im Vorbeigehen machen wir darauf aufmerksam, daß sich diese Art der Formelnbildung ebenso gut für die Darstellung der Chromosomenausrüstung der Zellen verwenden ließe. Bekanntlich haben die somatischen Zellen eine doppelte Chromosomengarnitur (eine väterliche und eine mütterliche); die Gameten jedoch nur eine einfache.

CASTLE hat in durchaus angemessener Weise darauf aufmerksam gemacht, daß man in den Formeln auch — ähnlich wie das in der organischen Chemie für die Zusammensetzung der Moleküle geschieht — die näheren Beziehungen zwischen den einzelnen Faktoren darstellen könnte und sollte.

Ich will den Gedanken in einer von derjenigen CASTLES nur unwesentlich abweichenden Art durch eine fiktive Formel illustrieren.

A sei das Pigmentierungsgen;	a das Fehlen desselben (Albinismus).
B sei das Gen, das zusammen mit A schwarze Farbe hervorruft;	b das Fehlen dieses Gens.
C sei das Gen, das zusammen mit A braune Farbe hervorruft;	c das Fehlen dieses Gens.
D sei das Gen, welches zusammen mit A gelbe Farbe hervorruft;	d das Fehlen dieses Gens.
E sei das Gen, welches die farbigen Haare gesprenkelt macht;	e das Fehlen dieses Gens, die einzelnen Haare einfarbig.
F sei das Gen, welches dichte Ansammlung des Pigmentes hervorruft;	f das Fehlen dieses Gens, dünne Pigmentverteilung.
G sei ein Gen, welches das schwarze und braune Pigment über den ganzen Körper verteilt;	g das Fehlen dieses Gens, Schwarz und Braun sind auf bestimmte Bezirke beschränkt, schwarze oder braune Fleckzeichnung.
H sei ein Gen, welches das Wachstum der Haare in bestimmter Weise einschränkt (Kurzhaarigkeit);	h Fehlen dieses Hemmungsgens (Langhaarigkeit, Angorakleid).
I sei ein Gen, welches die Wirbel- oder Wirrhaarigkeit hervorruft;	i das Fehlen dieses Gens. Der Körper ist glatthaarig.

Folgendes wäre eine von dem erwähnten Gesichtspunkte aus aufgestellte Formel für einen wirrhaarigen Angoranager, dessen Haarkleid auf gelbem Grunde hellbraun-aguti-farbige (wildfarbige) Flecken aufweist. Die Formel gibt zugleich ein Beispiel der konsequenten Durchführung der Faktoren- und der „Presence- and absence“-Theorie.

$$\begin{array}{c}
 gg \\
 | \\
 bb \\
 | \\
 gg - Cc - EE Aa ff - hh - II \\
 | \\
 DD
 \end{array}$$

Die Schreibweise, deren man sich jetzt bedient und deren man sich gewöhnlich in der nächsten Zukunft noch bedienen wird, ist $Aa bb Cc DD EE ff gg hh II$. Das Tier ist mit Bezug auf die Faktoren A und C heterozygotisch und wird also vier Sorten Gameten in durchschnittlich gleicher Zahl liefern, nämlich:

$$\begin{array}{l}
 \frac{1}{4} A b C D E f g h I \\
 \frac{1}{4} A b c D E f g h I \\
 \frac{1}{4} a b C D E f g h I \\
 \frac{1}{4} a b c D E f g h I
 \end{array}$$

Die Aufgabe zu lösen, welche Formen in den nächsten Generationen bei freier Kombination der Gameten auftreten, überlassen wir dem Leser.

B ist epistatisch zu C und C ist epistatisch zu D .

Die zentrale Gruppe von Genen wird von den Faktoren A , E und f gebildet. Diese Gruppe ist mit den Faktoren b , C und D verbunden, weil die ganze Gruppe auf alle diese Faktoren einwirkt oder einwirken würde, wenn alle drei Faktoren positiv vorhanden wären. Die Faktoren b und C und nur diese sind außerdem noch mit dem Faktor g verbunden. Der Faktor G würde nämlich nur auf die Faktoren B und C einwirken. Zu der ganzen Konstellation gesellen sich hinzu die Faktoren h und I , welche die Länge und Anordnung der Haare regeln.

Das Tier ist gefärbt, weil der positive Faktor A vorkommt.

Das Tier ist braun, weil der positive Faktor C bei Vorhandensein von A sich manifestiert hat und der epistatische, positive Faktor B (schwarz) fehlt.

Das Tier ist hellbraun, weil der Verdichtungsfaktor für das Pigment F fehlt.

Das Tier ist hellbraun-aguti (wildfarbig), weil der Sprenkelungsfaktor E an den hellbraunen Haaren hellgelbe Binden hervorgerufen hat.

Das Tier ist auf gelbem Grunde gescheckt, weil der Ausdehnungsfaktor G der braunen (und schwarzen) Farbe fehlt.

Das Tier ist angorahaarig, weil das Hemmungsgen für das fort dauernde Wachstum der Haare fehlt.

Das Tier ist wegen des Vorhandenseins des Faktors I wirbel- oder wirrhaarig.

Eine störende Quelle zeitraubender Unübersichtlichkeit beim Studium der in verschiedenen Sprachen abgefaßten Abhandlungen ist die, daß keine Einheitlichkeit in den Beschreibungen und Bezeichnungen (Symbolen) existiert.

Eine internationale Vereinbarung, wie wir sie vorgeschlagen haben, ist dringend wünschenswert. Jeder Autor verwendet die Bezeichnungen seiner Muttersprache und bedient sich dabei meist der Ausdrücke der praktischen Züchter, die sich in ihrer Bedeutung nicht einmal immer decken. Der Leser hat, auch wenn er die fremde Sprache gut kennt, beträchtliche Mühe und verliert viel Zeit, um den Sinn der Bezeichnungen für feinere Unterschiede genau zu erfassen. Um dem Anfänger das Studium wenigstens der umfangreichen englischen Literatur einigermaßen zu erläutern, geben wir im Anhang ein kleines Vokabular, das viel gebrauchte englische Wörter aus der Züchterpraxis enthält. — Als Symbole verwendet jeder Autor den Anfangsbuchstaben der betreffenden Bezeichnung seiner Muttersprache, der Deutsche gebraucht *G* für Gelb, der Engländer *Y* für Yellow und der Franzose *J* für Jaune usw. Wir haben deshalb den Vorschlag gemacht, die griechischen und eventuell hybride lateinisch-griechische Bezeichnungen, die sich leicht mit dem Wort Gen kombinieren lassen, zu verwenden und als Symbole den Anfangsbuchstaben oder die beiden Anfangsbuchstaben der griechischen Wörter zu wählen. Diesen Vorschlag haben wir für die Nagetiere, speziell die Maus, einigermaßen durchzuführen versucht, ohne dabei selbst volle Befriedigung zu finden. Eine ernstliche Schwierigkeit ist die, welche ja die Chemie mit ihren Elementen auch durchgemacht, aber leicht überwunden hat, daß die Gene mit fortschreitender Forschung in ihren Begriffsbestimmungen Wandlungen unterworfen sind, daß ein Gen in zwei oder mehr Faktoren zerlegt werden muß usw. — Die Hauptsache ist aber immer, daß jeder Autor seine Symbole ganz scharf definiert, daß er die „Presence-and-absence“-Methode konsequent durchführt und nicht das eine Mal einen hemmenden Faktor mit einem kleinen und in einem anderen Falle mit einem großen Buchstaben bezeichnet. Hemmungsfaktoren sind eben „vorhanden“; wenn sie vorhanden sind, so sind sie unter geeigneten Bedingungen aktiv; sie sind immer dominant gegenüber ihrem Fehlen; sie sollten immer mit großen Buchstaben bezeichnet werden. Jeder Autor sollte der Darstellung seiner Zuchtexperimente, wennersie durch Formeln erläutert, unter allen Umständen eine **Legende der Symbole** voranstellen.

Das Vorstehende war schon niedergeschrieben, als sich, speziell zwischen PLATE und HAGEDOORN, eine Diskussion über das Verfahren bei der Einführung von Symbolen für die erkannten Faktoren entspann. Diese Diskussion ist so beachtenswert, daß wir es für angebracht halten, sie der Hauptsache nach wiederzugeben. In einem Referat über BAURS „Einführung in die experimentelle Vererbungslehre“ hat PLATE (1911) das von BAUR eingeführte Verfahren, die Erbformeln mit den fortlaufenden Buchstaben des Alphabets zu schreiben, *A B C*, als sehr unpraktisch bezeichnet. Man sollte Buchstaben wählen, welche an die betreffenden Eigenschaften erinnern. HAGEDOORN (1911) hingegen hat sich entschlossen, das BAURsche Verfahren zu adoptieren, dessen Argumente er annimmt. Man kann nicht sagen, daß ein bestimmter Faktor durch seine Gegenwart ein erbeinheitliches Merk-

mal hervorbringt. Es kommt auf die Kombination der Faktoren an. Die schwarze Farbe einer Maus oder eines Kaninchens ist nicht notwendig die Folge des Vorhandenseins eines bestimmten „Schwarz“-Faktors im Keim. Dieser Faktor kann im Keim vorhanden sein und es kann sich trotzdem ein Tier mit einer ganz anderen Farbe entwickeln. Je nachdem einer oder mehrere andere Faktoren hinzukommen oder wegfallen. Man muß beispielsweise im vorliegenden Falle sagen: wenn fünf bekannte Gene im Mäuseei vorhanden sind und zwei andere fehlen, so kann sich das Ei entweder in ein braunes oder ein schwarzes Tier entwickeln. Wenn in diesem Falle der in Frage stehende Faktor vorhanden ist, so wird die Farbe schwarz, fehlt er, so wird die Farbe braun. In allen anderen 127 Kombinationen aller übrigen bekannten Gene wird keine schwarze Farbe entstehen, gleichgültig, ob der fragliche Faktor vorhanden ist oder nicht. Die Benennung eines Gens nach einem Merkmal, welches es unter gewissen Bedingungen zusammen mit vielen anderen zu erzeugen mitwirkt, wäre vergleichbar mit der Benennung eines chemischen Elements nach irgendeiner besonderen Eigenschaft einer Droge, in der das Element enthalten ist. [Aber man nennt den Wasserstoff auch Hydrogen und bezeichnet ihn mit H nach dem griechischen Wort *hydor* (ὑδωρ) Wasser, obschon er für sich allein kein Wasser bildet und solches nur durch Zusammentreffen mit einem anderen Element in bestimmtem Verhältnis und unter bestimmten Umständen entsteht und sich bei Zusammensein von H mit O in einem anderen Verhältnis oder mit anderen Elementen unter anderen Umständen kein Wasser, sondern Verbindungen mit ganz anderen Eigenschaften bilden. A. L.] Die Zeit, sagt HAGEDOORN, wird kommen, wo die chemische Formel für manche Gene bekannt sein wird, und man wird dann anstatt der provisorischen Symbole A, B, C usw. die chemischen Formeln einsetzen. 1912 nimmt PLATE neuerdings Stellung zu der Frage. Er verteidigt das Prioritätsprinzip und möchte die Leistungen früherer Forscher, wie sie gerade in der Aufstellung der Erbformeln zum Ausdruck kommen, rückhaltlos anerkennen. Er macht auch auf die Verwirrung aufmerksam, die dadurch entsteht, daß immer wieder neue Symbole für schon bekannte Faktoren verwendet werden. Was das mnemotechnische Prinzip anbetrifft, das er verteidigt, so sagt PLATE: man wählt beispielsweise den Buchstaben B (Black, Durham) nicht, weil er unter allen Umständen schwarz hervorruft, sondern weil er immer da vorhanden ist, wo schwarz in den Haaren der Maus deutlich zu erkennen ist. Niemand bestreitet, daß ein Faktor durch einen epistatischen verdeckt werden kann, aber trotzdem ist es sehr vernünftig, die Bezeichnung nach seiner äußeren Wirkungsweise zu wählen, weil sie sich dann leicht dem Gedächtnis einprägt. Manche Faktoren erregen mehrere äußere Eigenschaften; dann wird man die Bezeichnung nach der zuerst gefundenen oder nach dem besonders hervortretenden Merkmal wählen. Es läßt sich doch von jedem Gen eine charakteristische Wirkungsweise namhaft machen. Das BAURsche Prinzip, bei jedem Organismus die Erbfaktoren von A an aufsteigend zu schreiben, führt zu einer Monotonie, welche das Gedächtnis ganz unnötig belastet und nicht den geringsten Vorteil gewährt. — In seiner „Entgegnung“ macht HAGEDOORN hauptsächlich darauf aufmerksam, daß schon MENDEL die Methode der nichtmnemotechnischen Symbole aufgestellt hat.

Die Hauptsache wird — wie schon gesagt — jedenfalls sein, und das sollte nie unterlassen werden, daß bei jedem Bericht über irgendeine Untersuchung, bei welcher Erbfaktoren eine Rolle spielen, eine genaue Legende der Symbole mit sorgfältiger Charakterisierung ihrer Bedeutung, und wenn nötig mit Angabe der Synonyme, vorangestellt wird.

Erster Abschnitt. Säugetiere.

Erstes Kapitel.

Nagetiere.

Inhalt.

	Seite
A. Die Hausmaus. <i>Mus musculus</i> L.	490
I. Einleitung. Biologisches. Liste der Autoren	490
II. Übersicht über die für die Faktoren der Mäuse von uns und von den Autoren gebrauchten Bezeichnungen und Symbole	492
III. Die ersten Untersuchungen. Färbung und Albinismus. CUÉNOT, ALLEN, SCHUSTER. Die grundlegenden Untersuchungen von CUÉNOT. Kreuzungsatavismus. Schwarze und braune Haarfarbe. Farbfaktoren und chromogene Substanz. Die Untersuchungen von DARBISHIRE und HAACKE	494
IV. Einfarbige Laufmäuse (mit Ausnahme der X-gelben) mit schwarzen Augen. Untersuchungen von CUÉNOT, G. M. ALLEN, MIß DURHAM, HAGEDOORN, MORGAN	502
V. Die hypostatische (rezessive) Scheckigkeit, Fleckzeichnung oder partieller Albinismus (Panachure, Piebald Condition). CUÉNOT, ALLEN, MIß DURHAM	515
VI. Vererbungsversuche über die rotäugigen (<i>mo</i>)-Farbensippen von Mäusen. DARBISHIRE, CUÉNOT, CASTLE und LITTLE, MIß DURHAM	520
VII. Die neueren umfassenden Zuchtversuche von L. PLATE und AREND L. HAGEDOORN mit Farbensippen der Hausmaus, mit Ausnahme der Xx-gelben Form	535
VIII. Die Xx-gelben Mäuse, deren Gelbfaktor (das Xanthogen) epistatisch (dominant) ist und stets nur heterozygotisch vorkommt. CUÉNOT, CASTLE und LITTLE, MIß DURHAM, LITTLE. Erklärungsversuche der Vererbungserscheinungen. Repulsion von Gameten. Frage der Reinheit der Gameten. Frage der Degeneration der Homozygoten. CUÉNOT, CASTLE, WILSON, MORGAN, MIß DURHAM	554
IX. Die Zobelmäuse („ <i>Sable Mice</i> “). MIß DURHAM	568
X. Wildgraue Mäuse mit weißem Bauch. CUÉNOT, MORGAN	571
XI. Epistatische (dominante) Scheckigkeit. MIß DURHAM	573
XII. Dominanzwechsel bei Mäusefarben. PLATE	574
XIII. Gegenseitige Abstoßung von Farbfaktoren. HAGEDOORN	575
XIV. Farbenmutationen bei Mäusen. CUÉNOT, HAGEDOORN u. a.	575
XV. Die Bewegungsweise der japanischen Tanzmäuse (<i>souris valseuses, waltzing mice</i>). HAACKE, VON GUAITA, DARBISHIRE, CUÉNOT, PLATE, HAMMERSCHLAG	580
XVI. Erblichkeitsverhältnisse der Körpergröße. MORGAN	582
XVII. Die nackten oder Rhinoceros-Mäuse, wahrscheinliche Mutationen. GASKOIN, ALLEN, BATESON und CAMPBELL	583
XVIII. Vererbbarkeit von Traumen. HAMMERSCHLAG	584

XIX. Vererbung der Empfänglichkeit der Mäuse für Tumoren. TYZZER, CUÉNOT und MERCIER	Seite 584
XX. Schwanzknick-Mutationen bei Mäusen. PLATE	587
XXI. ALFRED NÄGELIS Zuchten kurzschwänziger und schwanzloser Hausmäuse. LANG, DAIBER	589
B. Die nordamerikanische Wildmaus. (<i>Peromyscus</i>). Albinismus. CASTLE, MORGAN	602
C. Die Ratten. <i>Mus decumanus</i> Pall., <i>M. alexandrinus</i> Geoffr. und <i>Mus rattus</i> L. . .	603
I. Haarfarbe und Zeichnung. Das „ghost pattern“ bei Albinos. CRAMPE, BATESON, DONCASTER, MUDGE, MORGAN, HAGEDOORN	603
II. Dauernde Beeinflussung von Zeichnungsmerkmalen bei irischen und Haubenratten durch Kreuzung. Bildung unreiner Gameten. Inkonzanz der Erbinheiten. Veränderung der genotypischen Grundlage des Rückenstreifens bei der Haubenratte durch Selektion. MACCURDY und CASTLE	608
Ergänzende Bemerkungen	615
D. Das Kaninchen. <i>Lepus cuniculus domesticus</i> L. Rabbit. Lapin.	615
I. Haarfarbe und Zeichnung. Haarlänge. F. A. WOODS, CASTLE and ALLEN, C. C. HURST, CASTLE mit WALTER, MULLENIX und COBB, HAGEDOORN, R. C. PUNNETT, V. HAECKER, JAMES WILSON	615
II. Bildung konstanter, intermediärer Bastardformen. Ohrenlänge. Gewicht und Größe des Körpers. Dimensionen von Skelettbestandteilen. CASTLE mit WALTER, MULLE- NIX und COBB, CASTLE and MACDOWELL	664
III. Spezieller Einfluß des Vaters auf die Gestaltung der Nachkommenschaft. GUSTAV LOISEL	676
Notiz über die Leporiden oder Hasenkaninchen	678
E. Das Meerschweinchen. (<i>Cavia cobaya</i> Schreb.) Guinea-Pig. Cochon d'Inde . . .	678
I. Haar- und Augenfarbe. Zeichnung. Kreuzungsversuche. W. E. CASTLE, MIß I. B. J. SOLLAS	679
II. Selektionsversuche mit Farben- und Zeichnungsrassen. H. MACCURDY and W. E. CASTLE	699
III. Langes und kurzes, wirres und glattes Haar. CASTLE, CASTLE and ALEXANDER FORBES	702
IV. Korrelation zwischen verschiedenen Eigenschaften des Haarkleides. Fehlen der- selben. CASTLE	707
V. Überzehen. CASTLE	714
VI. Überzählige Mammae. MIß SOLLAS	716
VII. Auftreten von Zwergformen in den Meerschweinchenzuchten von MIß SOLLAS .	717
VIII. Körperfarbe, Zahlenverhältnis der Geschlechter und Fruchtbarkeit. CASTLE, PRÉVOT .	718
IX. Kreuzungsversuche zwischen zahmen und wilden Meerschweinchen. BLARINGHEM und PRÉVOT	720

A. Die Hausmaus. *Mus musculus* L.

I. Einleitung. Biologisches. Liste der Autoren.

Die Hausmaus gehört mit Bezug auf die Erbliehkeitsverhältnisse der die zahlreichen Sippen unterscheidenden Merkmale zu den am besten untersuchten Organismenformen, und die Verhältnisse sind in vieler Hinsicht so ganz beson-

ders lehrreich, daß es sich lohnt, den speziellen Teil mit einem ausführlichen Bericht über die mit dieser Nagerspezies angestellten experimentellen Untersuchungen zu beginnen. Mit ein oder zwei noch unsicheren Ausnahmen gehorchen alle Merkmale den Regeln der alternativen Vererbung.

Die Hausmaus ist, abgesehen davon, daß sie in so zahlreich verschiedenen wilden und besonders zahmen Varietäten auftritt, wegen ihrer geringen Größe, ihrer raschen Vermehrung und Entwicklung und darum, weil sie sich so leicht in Gefangenschaft halten und züchten läßt, ein für Vererbungsexperimente ganz besonders günstiges Untersuchungsobjekt.

Die Trächtigkeitsdauer ist bei der Maus recht exakt 21 Tage. Die Weibchen, sind sofort, nachdem sie geboren haben, wieder brünstig und konzeptionsfähig. Die Jungen werden blind und nackt geboren, und die Haarfarbe läßt sich erst nach mehreren Tagen unterscheiden. Doch kann man die Albinos sofort nach der Geburt erkennen, weil ihre Augen unpigmentiert sind, während die Tiere, deren Haarkleid farbig wird, schon bei der Geburt pigmentierte Augen haben, wobei das Pigment durch die das Auge überziehende Haut hindurch deutlich sichtbar ist. Farbige Mäuse mit roten Augen können von vollkommenen Albinos in der ersten Zeit nach der Geburt nicht unterschieden werden. Die Mäuse werden im Alter von drei Monaten konzeptionsfähig und pflanzen sich fort bis sie ein Jahr alt oder etwas älter sind. Sie werden 15—18 Monate alt, oft aber viel älter, ja in ganz seltenen Fällen bis sechs Jahre alt. Mit zunehmendem Alter nimmt aber ihre Fruchtbarkeit bedeutend ab. Es kommt vor, obschon sehr selten, daß Mäuse schon drei Wochen nach einem Wurf wieder gebären (ALLEN 1904). Als Regel mögen bei gesunden, jungen Tieren 5—8 Würfe im Jahre gelten.

Folgendes sind die Autoren, welche in planmäßiger Weise Vererbungsversuche mit der Hausmaus angestellt haben.

- | | |
|------------------------------------|------------------------------------|
| ALLEN, GLOVER M. 1904. | MIß DURHAM, F. 1908, 1911. |
| BATESON 1903, 1909. | V. GUAITA, G. 1898, 1900. |
| CASTLE, W. E. 1905, 1909. | HAACKE, W. 1895, 1897, 1906. |
| CASTLE and ALLEN 1903. | HAGEDOORN, A. L. 1908, 1909, 1911. |
| CASTLE and LITTLE 1909, 1910. | HAMMERSCHLAG, VIKTOR 1910, 1912. |
| CRAMPE 1877, 1884, 1885. | LANG und NÄGELI 1912. |
| CUÉNOT 1902—1911. | LITTLE, C. C. 1911. |
| CUÉNOT et MERCIER 1910. | MORGAN, T. H. 1908, 1911. |
| DARBISHIRE 1902, 1903, 1904, 1905. | PLATE, L. 1910, 1911. |
| DAVENPORT 1904. | SCHUSTER, E. H. J. 1905. |
| | TYZZER, E. E. 1909. |

Zu dieser Autorenliste wollen wir vorläufig nur zwei Bemerkungen machen. Wir wollen erstens darauf hinweisen, daß die Versuche von CRAMPE und HAACKE, die vor 1900 und in Unkenntnis der MENDELSCHEN Regeln angestellt worden sind, sehr verdienst- und bedeutungsvoll sind. Namentlich HAACKES Schlußfolgerungen, die allerdings erst 1906 in extenso publiziert wurden, sind so bemerkenswert, daß sie ausführlich wiedergegeben zu werden verdienen. Zweitens muß ganz besonders

auf die Verdienste von CUÉNOT hingewiesen werden, wobei diejenigen anderer Forscher keineswegs geschmälert werden sollen. CUÉNOTS Arbeiten gehören zu denen, die seit der Wiederentdeckung der MENDELSchen Regeln bahnbrechend und weit über das engere Gebiet hinaus befruchtend gewirkt haben.

II. Übersicht der von uns selbst und den Autoren gebrauchten Bezeichnungen und Symbole für die wichtigsten bei den Mäusen (und anderen Nagetieren) ermittelten Faktoren oder Gene.

C = Chromogen ($\chi\rho\omega\mu\alpha$ Farbe; $\gamma\epsilon\nu\nu\acute{\alpha}\omega$, erzeuge), ein Faktor, dessen Anwesenheit für das Zustandekommen jeglicher Farbe unerlässlich ist. (A, HAGEDOORN 1911.)

c = Fehlen des Chromogens. Fehlt das Chromogen, so entwickelt sich keinerlei Haarfarbe. Alle cc -Formen sind albinotisch (A, CUÉNOT).

Ho = Homochromogen ($\delta\mu\acute{o}\varsigma$, einförmig, gleich). Dieser Faktor bewirkt die Einfarbigkeit („couleur unie“, „self coloured condition“), die gleichmäßige Ausbildung der Haarfarbe am ganzen Körper (L, HAGEDOORN 1911, S, DURHAM, PLATE 1912, T, GOLDSCHMIDT 1911, U, CUÉNOT, CASTLE).

ho = Fehlen des Homochromogens. Es bleiben ungefärbte, weiße Stellen in größerer oder geringerer Ausdehnung frei. Rezessive Weisscheckigkeit; panachure; piebald condition, pied coloured condition; spotted condition; partieller Albinismus. (P, CUÉNOT, CUÉNOT bezeichnet die Faktoren zunehmender Panachierung mit p^1, p^2, p^3, p^4 usw. P bezeichnet die geringste Entfaltung von Pigment; S, CASTLE.)

M = Melanogen ($\mu\acute{\epsilon}\lambda\alpha\varsigma$, schwarz). Kommt dieser Faktor vor und fehlen zugleich die Faktoren My, X und Po , so ist das Haarkleid der Mäuse schwarz. (B, DURHAM, PLATE, C, HAGEDOORN 1911, N, CUÉNOT, GOLDSCHMIDT 1911.)

m = Fehlen des Melanogens.

Mo = Melanophthalmogen ($\mu\acute{\epsilon}\lambda\alpha\nu\acute{o}\phi\theta\alpha\lambda\mu\omicron\varsigma$, schwarzäugig). Dieser Faktor verstärkt in geringem, oft schwer nachweisbarem Maße die dunkle (braune) Pigmentierung des Haarkleides und macht unter allen Umständen, wenn C vorhanden ist, die Augen schwarz. (E, DURHAM, HAGEDOORN 1911, PLATE 1912, F, GOLDSCHMIDT 1911, M, CUÉNOT, Y, PLATE 1910.)

mo = Fehlen des Melanophthalmogens. Die augenfälligste Folge des Fehlens von Mo ist die rote Augenfarbe; alle $mo\ mo$ -Mäuse sind rotäugig. Die schwarzen Mäuse sind mit $mo\ mo$ silbergrau (lila c), die braunen Mäuse sind weißgelb („champagne“, „café au lait“), die wildfarbigen Mäuse mit $mo\ mo$ sind grau-gelb, alle mit roten Augen. (E, CUÉNOT, p , CASTLE.)

My = Myochrogen ($\mu\nu\acute{o}\chi\rho\omicron\nu\varsigma$, mäusefarbig). Das Sprenkelungsgen. Dieser Faktor bewirkt die Sprenkelung der Haare. Ist M vor-

handen, so ruft er eine gelbe terminale Binde an den schwarzen Haaren und dadurch die wildgraue („agouti“) Haarfarbe hervor. (A, CASTLE, PLATE 1912, G, CUÉNOT, DURHAM, HAGEDOORN 1911, GOLDSCHMIDT 1911.)

my = Fehlen des Sprengelungsfaktors.

O = Orthogen (ὀρθός = geradlinig). Ist *O* vorhanden, so zeigen die Mäuse das normale Verhalten gegenüber dem Symptomenkomplex der sogenannten Tanzmäuse. (W, CUÉNOT.)

o = Fehlen des Orthogens. Fehlt *O*, so tritt der eigentümliche Symptomenkomplex, vor allem die Drehbewegung der japanischen Tanzmäuse („Souris danseuses“, „waltzing mice“) in die Erscheinung. (R, CUÉNOT.)

P = Pyknogen (πυκνός = dicht, konzentriert). *P* ist ein Faktor, welcher das Pigment konzentriert und dadurch eine stärkere Intensität der Färbung hervorruft. (D, DURHAM, HAGEDOORN 1911, PLATE 1912, nicht 1910, S, GOLDSCHMIDT 1911, I, CUÉNOT.)

p = Fehlen des Pyknogens, des Verdichtungsgens. Fehlt *P*, so ist das Pigment in verdünnter („dilute“) Ablagerung vorhanden. Die Farbe ist mehr oder minder geschwächt. (d, CUÉNOT und andere Autoren.)

Eine schwarze Maus ist mit *P* tiefschwarz, eine *pp*-schwarze Maus zeigt jene Farbe, welche die Züchter blau nennen. Eine braune Maus ist mit *P* tiefbraun, schokoladefarben, eine *pp*-braune Maus ist blasser braun, verwaschen braun („silver-fawn“). Bei gewissen Faktorenkombinationen beeinflusst *P* die Augenfarbe. Die *pp*-Augen erscheinen bei einer gewissen Beleuchtung rubinfarbig („ruby“).

Ph = Phaiogen (φαιός, braun). Ist dieser Faktor vorhanden und fehlen *My*, *M* und *X*, so erscheint der Pelz braun gefärbt. (Br, CASTLE; B, HAGEDOORN 1911.)

ph = Fehlen des bräunenden Faktors, je nach der Kombination mit anderen Farbefaktoren erscheinen verschiedene Nuancen, die meist in das Gelbliche spielen.

Po = Poikilogen (ποικίλος, bunt, buntscheckig). Ist *Po* vorhanden, so tritt Weiß in vereinzelt Haaren oder Haargruppen, oder größere oder kleinere Flecken oder Platten bildend im farbigen Haarkleide auf. Dominante Weißscheckigkeit. (P, Miß DURHAM, PLATE; K, HAGEDOORN.)

po = Fehlen des Poikilogens. Das farbige Haarkleid ist einfarbig (S, „self coloured“).

X = Xanthogen (ξανθός, gelb). Wo *X* mit *C* vorkommt, ist das farbige Haarkleid gelb. (J, CUÉNOT, HAGEDOORN 1911, Y CASTLE, DURHAM, PLATE 1912.)

x = Fehlen des Xanthogens.

III. Die ersten Untersuchungen. Färbung und Albinismus. Cuénot, Allen, Schuster. Die grundlegenden Untersuchungen von Cuénot. Kreuzungsatavismus. Schwarze und braune Haarfarbe. Farbfaktoren und chromogene Substanz. Die Untersuchungen von Darbishire und Haacke.

Die Farbe des Haarkleides der gewöhnlichen, wilden, grauen, schwarzäugigen Hausmaus, *Mus musculus*, kommt durch Kombination von Schwarz, Gelb und Braun zustande. Die einzelnen Haare sind an der Basis schwarz, im übrigen braun und gelb gesprenkelt. Einzelne Haare zeigen kein Gelb, ganz vereinzelte sind weiß. Durch geringere oder größere Dichtigkeit einzelner oder aller Pigmente kommen verschiedene Nuancen zustande.

Bei den Albinos fehlt jegliches gefärbtes Pigment. Daher sind die Augen bekanntlich rot. Vielleicht wird die weiße Farbe der Haare nicht nur durch Fehlen gefärbten Pigmentes und Vorkommen von Luft in den kleinen Hohlräumen, sondern auch durch das Vorhandensein weißen Pigmentes bedingt.

Eine der ersten Erfahrungen bei den Zuchtversuchen, die immer wieder bestätigt wurde, ist die, daß, wenn man eine graue Hausmaus — um sicher zu sein, daß man eine reine homozygotische Rasse vor sich hat, wählt man ein wildes Exemplar — mit einem Albino kreuzt, alle Jungen (F_1 -Generation) uniform grau sind. Graue Haarfarbe ist also dominant über Albinismus. In der F_2 -Generation erhält man $\frac{3}{4}$ Graue und $\frac{1}{4}$ Albinos. Die Albinos erweisen sich als reinrassig, die grauen teilweise als Heterozygoten. Cuénot (1902) fand in der F_2 -Generation bei zahlreichen Kreuzungen unter 270 Individuen 198 graue und 72 Albinos. Also typisches MENDELSches Verhalten bei Monohybridismus.

Glover M. Allen (1904, vorläufige Mitteilung in Castle und Allen 1903) hat viele experimentelle Untersuchungen über die Vererbung des Albinismus bei der Hausmaus angestellt und auch die Literatur eingehend berücksichtigt. Er kam zu folgenden Resultaten, welche meistens mit Cuénots Ergebnissen in Einklang stehen und sich auf vollkommenen Albinismus beziehen. Vollkommener Albinismus ist gegenüber voller oder partieller Färbung rezessiv im MENDELSchen Sinne. Kreuzung von weißen Mäusen mit homozygotisch einfarbigen Mäusen oder homozygotischen Schecken gibt in der F_1 -Generation lauter einfarbige oder lauter gescheckte Heterozygoten. Wenn zwei farbiges Heterozygoten (die beide Albinismus rezessiv enthalten), also beispielsweise F_1 -Heterozygoten, miteinander gekreuzt werden, so treten in der Nachkommenschaft 25 % Albinos auf. Die sehr genaue Annäherung an dieses MENDELSche Zahlenverhältnis (3 : 1) wurde durch die Kontrolle sehr zahlreicher Würfe festgestellt.

Kreuzt man Albinos mit farbiges Heterozygoten (die Albinismus rezessiv enthalten), so erhält man entsprechend der theoretischen Erwartung Albinos und Farbige in durchschnittlich gleicher Zahl.

Es wurden auch Kreuzungsversuche mit folgender Disposition ausgeführt. Der eine Paarling war eine heterozygotische farbiges Maus mit rezessivem Albinis-

mus, der andere Paarling war eine heterozygotisch farbige Maus (mit einer zweiten rezessiven Farbe). Auch hier wurde durch das Zuchtergebnis die theoretische Erwartung bestätigt, daß in der Nachkommenschaft lauter pigmentierte Individuen auftreten müssen, aber mit vierfach verschiedener Konstitution.

Bei der Kreuzung von Albinos untereinander entstanden immer nur Albinos.

Schuster (1905) kreuzte ebenfalls, in großem Maßstabe, graue Mäuse mit Albinos. Von 74 Würfen enthielten 70 (mit insgesamt 342 Mäusen) nur graue Junge, zwei bestanden aus grauen und gelben, einer setzte sich aus vier „chinchilla“-Mäusen zusammen und einer aus zwei chinchillas und einer grauen.

Aus Kreuzungen von grauen Hybriden mit Albinos erhielt **SCHUSTER** 537 Junge, 261 Albinos und 276 farbige (vorwiegend graue), was der theoretischen Erwartung 1 : 1 entspricht. Die grauen Hybriden untereinander gepaart, ergaben 308 farbige und 119 Albinos; theoretische Erwartung 3 : 1.

Das Auftreten von anderen Farben als Grau ist offenbar dem nachher zu besprechenden Umstande zuzuschreiben, daß die Albinos sehr verschiedene Farben kryptomer mit sich führen können, auch solche, welche, wie Gelb, über Grau dominieren.

Weitere ausgedehnte Züchtungsversuche ergaben, daß bei den Mäusen der Albinismus gegenüber allen Farben rezessiv ist, und alle anderen Erfahrungen auf zoologischem sowohl, wie auf botanischem Gebiete scheinen die Verallgemeinerung zu gestatten, daß irgend welche Färbung in der ganzen Organismenwelt sich gegenüber dem Albinismus als dominant verhält.

Die gelegentlich (auch von anderen Forschern) gemachte Beobachtung, daß bei Kreuzung von Albinos mit heterozygotischen grauen Mäusen einzelne schwarze Junge auftreten, führte **Cuénot (1903)** zu der Erkenntnis, daß in vielen Fällen zwei verschiedene Gene (Faktoren, Determinanten) in der Zygote zusammentreffen müssen, um ein bestimmtes Merkmal, z. B. eine bestimmte Farbe hervorzubringen. Damit gelangte **CUÉNOT** (bald nach **CORRENS** und unabhängig von ihm) zu einer glücklichen Erklärung des Kreuzungsatavismus (Kryptomerie **CZERMACK**).

Es gelang **CUÉNOT** zunächst, eine reine, homozygotisch schwarze Rasse (MM) zu züchten. Die Haare der schwarzen Rasse unterscheiden sich von denen der grauen durch das Fehlen des Gelb. Indem er wiederholte Kreuzungen zwischen solchen reinrassigen Schwarzen einerseits und Albinos verschiedener Herkunft andererseits vornahm, konstatierte er, daß die F_1 -Generation bald aus grauen, bald aus schwarzen, bald aus braunen Mäusen bestand. Bei genauerem Zusehen ergab sich, daß in der Aszendenz der verschiedenen Albinos farbige Vorfahren und zwar solche von verschiedener Farbe vorkamen, und der Gedanke lag nahe, daß die Albinos die Farbe farbiger Vorfahren im „latenten“ Zustande übertragen können.

CUÉNOT erinnert nun daran, daß Pigment-Physiologen zu der Ansicht gekommen sind, daß Pigmente entstehen durch Einwirkung einer oxydierenden

Diastase (Tyrosinase) auf eine chromogene Substanz. Beide Substanzen müssen also zugegen sein. Es wäre nun denkbar, daß bei den Albinos zwar Diastasen für verschiedene Pigmente, nicht aber chromogene Substanzen gebildet werden, resp. die Fähigkeiten, die Gene für ihre Bildung vererbt werden. Nennen wir das Chromogen C , sein Fehlen c , das Gen für Schwarz M , für Grau My , für Gelb X , so ergeben Zuchtversuche z. B.

$$\begin{array}{rcl}
 CM & \times & c My = F_1 : C c My M \\
 \text{Schwarz} & & \text{Albino} \quad \text{Grau} \\
 \text{homozygotisch} & & \text{weil Grau über Schwarz dominiert.} \\
 CM & \times & c X = F_1 : C c M X \\
 \text{Schwarz} & & \text{Albino} \quad \text{Gelb} \\
 \text{homozygotisch} & & \text{weil Gelb über Schwarz dominiert.} \\
 C My & \times & c M = F_1 : C c My M \\
 \text{Grau} & & \text{Albino} \quad \text{Grau} \\
 & & \text{weil Grau über Schwarz dominiert} \\
 & & \text{usw.}
 \end{array}$$

Die Zusammensetzung der F_2 -Generation, das Wiederauftreten von Albinos in bestimmten Zahlenverhältnissen, läßt sich nach dem Schema für Dihybriden leicht berechnen.

In zielbewußter Fortsetzung der Kreuzungsversuche gelangte CUÉNOT zur Aufstellung von Erblichkeitsformeln für verschiedene Farben-Phänotypen der Mäuse und zur Feststellung vieler Dominanzverhältnisse.

Formeln für bekannte Rassen sind:

$$\begin{array}{l}
 \text{(heterozygotisch) gelbe Maus } C Xx My; \text{ der entsprechende Albino } c Xx My \\
 \qquad \qquad \qquad \text{(existiert als reine Rasse nicht)} \qquad \qquad \text{(existiert als reine Rasse nicht)} \\
 \text{(homozygotisch) graue Maus } C My; \text{ der entsprechende Albino } c My \\
 \text{,, schwarze Maus } C M; \text{ ,, ,, ,, } c M \\
 \text{,, braune Maus } C Ph; \text{ ,, ,, ,, } c Ph.
 \end{array}$$

CUÉNOT betrachtet die Farbengene als Allelomorphe, die einander bei der Kreuzung gegenübergestellt werden, wobei das eine über das andere dominiert. Es sind nun im vorstehenden schon 4 solche Gene angeführt, die einander gegenübergestellt werden könnten, und nicht nur 2 Gene eines Paares, und die Frage muß doch erst noch experimentell entschieden werden, ob in den Gameten nicht 2, 3 oder gar alle 4 Gene nebeneinander vorkommen können oder ob wirklich in einer und derselben Gamete immer nur eines dieser 4 Gene vorkommt, die Gameten also rein, mit Bezug auf gleichartige Merkmale exklusiv sind.

Es wurde ermittelt, daß das „gelbe“ Gen X über alle anderen dominiert, das „graue“ Gen My über Schwarz und Braun und das „schwarze“ M über das „braune“ Ph . Das gelbe ist also absolut dominant, das braune absolut rezessiv. Alle braunen Mäuse sind Homozygoten.

Schon 1902 begann A. D. Darbishire auf Anregung Prof. WELDONs sehr umfangreiche Kreuzungsversuche zwischen japanischen Tanzmäusen

und europäischen Albinos, speziell um die MENDELSchen Gesetze zu verifizieren. Er veröffentlichte mehrere kleine Abhandlungen und stellte die Hauptresultate 1904 in einer ausführlicheren Schrift in der „Biometrika“ zusammen, welche deutlich zu erkennen gibt, daß sich die MENDELSchen Gesichtspunkte bei dem Biometriker DARBISHIRE schon geltend zu machen begannen. Obschon man jetzt vielseitig über DARBISHIRES damalige Resultate hinausgekommen ist, so ist es doch durchaus angebracht, daß wir wenigstens die Schlußfolgerungen mitteilen, zu denen er gelangte und von denen manche sich durchaus bestätigt haben.

1. Wenn die verwendete Rasse von Tanzmäusen¹⁾ mit normalen albinotischen Laufmäusen gekreuzt wird, so verschwindet die Tanzgewohnheit in der Nachkommenschaft²⁾, so daß der Tanzcharakter vollkommen rezessiv in MENDELS Sinne ist. Die Augenfarbe ist bei den Hybriden immer dunkel. Die Haarfarbe ist variabel, gewöhnlich ein Gemisch von wildgrau und weiß, wobei sich eine deutliche Korrelation mit Merkmalen zeigt, welche sowohl vom weißen als vom farbigen Elter übermittelt wurden. Es zeigt sich so, was die Augen- und Haarfarbe betrifft, keine eigentliche Dominanz in MENDELS Sinne, da die Hybriden in den genannten Merkmalen von beiden Eltern abweichen.

2. Wenn die Hybriden aus der vorgenannten Paarung von Tanzmaus und Laufmaus untereinander gepaart werden, so tritt in ihrer Nachkommenschaft eine Spaltung in drei Gruppen ein, was die Augen- und Haarfarbe betrifft, und in zwei Gruppen, wenn man die Tanzerscheinung ins Auge faßt. Die Spaltungserscheinung ist ganz ähnlich dem von MENDEL beschriebenen Vorgang und die sowohl für die Augenfarbe als für die Haarfarbe beobachteten Proportionen sind nahe übereinstimmend mit den von ihm angegebenen, insofern als der vierte Teil der Jungen von Hybriden ihrem weißen Großelter, die Hälfte ihren hybriden Eltern und ein Viertel den großelterlichen Tanzmäusen gleichen, letzteres in dem Sinne, daß sie rote Augen und irgend etwas Farbe im Haarkleid haben, freilich so, daß sie sich durch die Ausdehnung der Farbe am Körper von ihren unmittelbaren Vorfahren unterscheiden. Das Zahlenverhältnis der Tanzmäuse ist weniger als $\frac{1}{5}$ der ganzen Nachkommenschaft und also nicht mendelsch.

3. Wenn Hybride mit weißen Mäusen gepaart werden, so gleicht die halbe Nachkommenschaft dem albinotischen Elter und die halbe dem hybriden, entsprechend der MENDELSchen Theorie.

4. Die Korrelationen zwischen der Haarfarbe bei den Hybriden und ihren Nachkommen einerseits und der Vorfahrenschaft ihrer weißen Großeltern andererseits sind nicht vereinbar mit der Ansicht, daß der Albinismus ein rezessives MENDELSches Merkmal ist, das gametisch rein durch jeden homozygotischen Träger desselben übertragen wird.

5. Das Verhalten der resurgenten (engl. „extracted“) Albinos, der resurgenten Hybriden und der resurgenten Dominanten ist unvereinbar mit jeder bis jetzt vorgeschlagenen Theorie der Gametenreinheit. Es ist nicht ersichtlich, daß es in dem ganzen Nachkommenmaterial irgendwelche Individuen gibt, welche ganz zutreffend als „reine Dominanten“ oder als „reine Rezessive“ beschrieben werden könnten.

6. Die Wirkung der Verschiedenartigkeit in der Vorfahrenschaft ist in jedem einzelnen untersuchten Falle so groß, daß ersichtlich die beobachteten Erscheinungen nur unter Berücksichtigung der Vorfahrenschaft aller als Zuchteltern verwendeten Individuen zutreffend dargestellt werden können.

7. Es läßt sich nicht nachweisen, daß die Korrelationen mit der Vorfahrenschaft im Einklang sind mit den Resultaten, die sich aus der Anwendung des GALTON-PEARSONSchen Gesetzes vom Ahnenerbe auf den vorliegenden Fall ergeben würden. Die einzige Schlußfolgerung aus diesem Gesetz, die sich zurzeit ziehen läßt, nämlich die negative Korrelation zwischen einem Elter und der Nachkommenschaft der ersten Kreuzung, stimmt mit den beobachteten Tatsachen überein.

¹⁾ Die gewöhnlichen japanischen Tanzmäuse sind schwarz- und weißgescheckt.

²⁾ Die gesperrten Stellen sind von mir hervorgehoben.

8. In diesen wie in vielen anderen Fällen lassen die Merkmale von Hybriden aus zwei lange gesonderten Rassen die Vermutung als in hohem Maße berechtigt erscheinen, daß Rückschlag auf Vorfahrenmerkmale erfolgt.

Wir wollen zum Schlusse, obschon es nicht nötig sein sollte, noch auf eine Anmerkung DARBISHIRES über das vollständige Fehlen von Telegonie bei seinen Versuchen hinweisen. Ausgehend von der wohlbekannten Tatsache, daß bei Paarung albinotischer Mäuse immer nur rotäugige Albinos entstehen, macht er auf eine große von ihm veröffentlichte Tabelle aufmerksam, in welcher alle Fälle zusammengestellt sind, wo eine weiße Maus zuerst mit einer irgendwie farbigen und später mit einer weißen Maus gepaart wurde. In allen Fällen ohne Ausnahme, in denen ein weißes Mäuseweibchen, das, gekreuzt mit einem farbigen Männchen, farbige Junge geboren hatte, nachher mit einem weißen Männchen gepaart wurde, wurden aus dieser Paarung lauter albinotische Junge geworfen.

Im Jahre 1906 hat **Wilhelm Haacke**, wir wollen sagen nachträglich, einen 93 Seiten langen Bericht über die Ergebnisse der von ihm zur Ermittlung der Gesetze der Rassenmischung und der Konstitution des Keimplasmas angestellten, sehr ausgedehnten Zuchtversuche mit domestizierten Hausmäusen veröffentlicht. Diese Zuchtversuche hatte HAACKE anfang der neunziger Jahre des vorigen Jahrhunderts im Frankfurter Zoologischen Garten begonnen und darüber schon vorläufig einiges publiziert (1893, 1895, 1897). Die Abhandlung vom Jahre 1906 war schon vor längerer Zeit niedergeschrieben, ehe er etwas von MENDEL wußte. HAACKE hat am ursprünglichen Text nichts geändert, weil er „den Eindruck, den die verblüffende Übereinstimmung seiner unabhängig gewonnenen Ergebnisse mit denen MENDELS machen muß, nicht abschwächen wollte“. Er hat nur noch einen Schlußabschnitt hinzugefügt, in dem er zu den MENDELSchen Ergebnissen Stellung nimmt und DARBISHIRES gegen MENDEL gerichtete Ausführungen kritisiert und berichtigt. In der Abhandlung selbst ist weder DARBISHIRE noch GUAITA berücksichtigt. HAACKE hat mit verschiedenen Farbenrassen von Mäusen, auch mit Albinos, mit Schecken und mit Tanzmäusen experimentiert. Auf die Berichterstattung über die Tabellen, die nicht verkürzt werden können, müssen wir verzichten und wir wollen uns darauf beschränken, einige der wichtigsten Resultate wiederzugeben und auf Ausführungen und Gedanken hinzuweisen, die stark an unseren modernen Standpunkt anklingen. So kommt HAACKE zu seiner verdienten Würdigung.

Gleich im ersten Abschnitt (über das Zuchtmaterial) fesselt uns folgende Stelle. HAACKE erinnert daran, daß er seine Züchtungen schon bald nach der Zeit der ersten Einführung japanischer und chinesischer Ziermäuse (Anfang der neunziger Jahre) begonnen habe, zu einer Zeit also, wo gewöhnliche deutsche Mäuse kaum jemals mit chinesischen oder japanischen gepaart worden waren. Es ist nämlich, fährt er fort, keineswegs einerlei, ob eine weiße Maus nur deutsche oder andere europäische Mäuse, oder aber chinesische oder japanische Ziermäuse zu Vorfahren hat. Allerhand Eigenschaften, z. B. Scheckung und besondere Färbung, können, wie sich ergeben hat, von weißen Mäusen übertragen werden, ohne daß man diesen die an ihre Keimstoffe gebundenen Vererbungsmöglichkeiten ansehen kann¹⁾. Da nun weiße Mäuse mit weißen Mäusen immer nur wieder weiße Mäuse erzeugen, so kann von einer Zuchtwahl in bezug auf ihre Vererbungsmöglichkeiten so lange keine Rede sein, als man weiße Mäuse immer nur mit weißen Mäusen paart. Was in einer weißen Maus steckt, erfährt erst der, der sie der Reihe nach mit verschiedenen andersfarbigen Mäusen, gescheckten und ungescheckten, paart

¹⁾ Von mir hervorgehoben. A. L.

Von Interesse, mit Rücksicht auf spätere Untersuchungen, ist die Darstellung, die HAACKE von der Scheckigkeit gibt. Er betont, daß es wohl keine dreifarbiges Schecke gibt (im Gegensatz zu Meerschweinchen, Katzen usw.). Weiß kann neben jeder Farbe auftreten. Aber die durch solchen partiellen Albinismus erzeugte Scheckung ist an bestimmte Gesetze gebunden, sagt HAACKE, und setzt auch dem Züchter bestimmte Grenzen. Allerdings kann der partielle Albinismus zwischen einer Ausdehnung von wenigen Quadratmillimetern und einer nahezu die gesamte Oberfläche der Maus einnehmenden Ausdehnung schwanken. HAACKE hat z. B. viele Mäuse mit ganz kleiner weißer Blässe gehabt und unter anderen auch eine Maus besessen, die fast ganz weiß, nur noch hinter jedem Ohr in geringer Ausdehnung schwarz war. Aber der partielle Albinismus beginnt nach Verf. an ganz bestimmten Körperstellen und verbreitet sich von hier aus mehr oder weniger weit über den Körper — mehr oder weniger weit, denn es kommt hierbei auf den Ausgangspunkt an. Solcher Ausgangspunkte gibt es, abgesehen von den oft weißen Pfoten, drei: Stirn, Bauch und Schwanz. Der weiße Stirnfleck (Blässe) verbreitet sich aber keineswegs leicht über den ganzen Kopf. Das Weiß geht selten über Stirn und Schnauze hinaus. Es gibt z. B. keine schwarzen Mäuse mit weißem Kopf. Auch der vom Schwanz ausgehende Albinismus geht selten über den Schwanz hinaus. Dagegen verbreitet sich das auf der Bauchmitte in Gestalt eines oder einiger weniger kleiner Flecke auftretende Weiß ziemlich weit über den Körper, wobei es jedoch bestimmte Bahnen einschlägt. Es dehnt sich zunächst ringförmig aus. Farbige Mäuse mit einem weißen Querring hinter den Schultern und einem vor den Schenkeln sind nicht selten. Indem die Querringe breiter werden, dehnt sich der vordere schwanzwärts, der hintere kopfwärts schneller aus. Sehr häufig sind z. B. Mäuse, die, von Blässe, Schwanz und Pfoten abgesehen, hinter den Schultern und in der Kreuzgegend farbig, im übrigen aber weiß sind. Mäuse mit viel Weiß nennt H. bunt, Mäuse mit wenig Weiß gezeichnet.

HAACKE gelangt bei einer sorgfältigen Prüfung der sich aus seinen Zuchtlisten ergebenden Resultate zunächst zu folgendem ersten Konstitutionsgesetz. „Jede unabhängig von anderen vererbte Eigenschaft eines Organismus beruht auf einer besonderen Bildungsstoffportion, die bei Organismen mit geschlechtlicher Fortpflanzung aus einer väterlichen und einer von dieser oft verschiedenen mütterlichen, aber gleich der väterlichen ungeteilt und unvermischt von Generation zu Generation weitergegebenen Hälfte besteht. (Eine solche halbe Bildungsstoffportion entspricht also einigermaßen dem, was wir jetzt Gen oder Faktor nennen.) Zum Verständnis des zweiten HAACKESchen Konstitutionsgesetzes sei zunächst erwähnt, daß HAACKE mit Bezug auf die Erbliehkeitsverhältnisse der Bewegungsweise zu folgendem Ergebnis gekommen ist. Tanzmäuse können nur aus befruchteten Eizellen mit 100 % Tanzmausbildungsstoff entstehen, während Laufmäuse auch aus befruchteten Eiern mit 50 % Tanzmausbildungsstoff hervorgehen. Dementsprechend erzeugen Tanzmäuse mit Tanzmäusen gepaart nur Tanzmäuse. Laufmäuse mit Laufmäusen gepaart können dagegen sowohl Lauf- als Tanzmäuse erzeugen, aber Tanz- neben Laufmäusen nur dann, wenn sie aus befruchteten Eizellen mit 50 % Tanz- und 50 % Laufmausbildungsstoff entstanden sind. Tanzmäuse mit Laufmäusen gepaart können sowohl Tanz- als Laufmäuse geben, Tanzmäuse freilich nur dann, wenn die betreffenden Laufmäuse aus befruchteten Eizellen mit 50 % Tanz- und 50 % Laufmausbildungsstoff entstanden sind. Aus der Paarung von Laufmäusen mit Laufmäusen können nur dann lauter Laufmäuse erwartet werden, wenn wenigstens ein Gatte des Pärchens eine durchgezüchtete (reine, homozygotische A. L.) Laufmaus ist. Tanzmäuse brauchen dagegen durchaus nicht durchgezüchtet zu sein, wenn sie bei der Paarung mit ihresgleichen wieder Tanzmäuse geben sollen; sie sind, in bezug auf das Tanzen, selbst dann genau so rasserein wie durchgezüchtete Tanzmäuse, wenn ihre Eltern Laufmäuse sind, Laufmäuse freilich mit 50 % Tanz- und 50 % Laufmausbildungsstoff. Das zweite HAACKESche Konstitutionsgesetz heißt nun (man denke daran, daß aus einer befruchteten Eizelle mit 50 % Laufmausbildungsstoff immer eine Laufmaus entsteht):

„Die kräftiger konstituierte Hälfte eines Bildungsstoffhälftenpaares läßt die schwächere Hälfte bei der Entwicklung des Organismus nicht oder doch weniger gut zur Geltung kommen.“ Offensichtlich entspricht dieses Gesetz im wesentlichen der MENDELSchen Dominanzregel.

HAACKE gibt folgende speziellere Zusammenfassung seiner Zuchtergebnisse.

1. Tanzen und Laufen vererben sich unabhängig voneinander und von Färbung und Zeichnung. Diese vererben sich unabhängig voneinander.
2. Laufmausbildungsstoff läßt Tanzmausbildungsstoff nicht zur Geltung kommen.
3. Totaler Albinismus beruht auf einer Eigenschaft des Bildungsmaterials, die mit der Eigenschaft des partiellen Albinismus der „bunten“ und der „weiß gezeichneten“ Mäuse nichts zu tun hat; eine weiße Maus ist oft gescheckt, ohne daß man es freilich sehen kann (kryptomere Scheckigkeit A. L.).
4. Die „bunten“ Mäuse stellen einen höheren Grad des partiellen Albinismus dar, als die „weiß gezeichneten“. Beide Grade vererben sich unabhängig voneinander.
5. Einfarbigkeit vererbt sich unabhängig von totalem und von partiellem Albinismus. Diese vererben sich unabhängig voneinander.
6. Bildungsstoff für Einfarbigkeit läßt Bildungsstoff für Weißgezeichnetsein und für Buntheit, Bildungsstoff für Weißgezeichnetsein Bildungsstoff für Buntheit nicht zur Geltung kommen (die bekannten Dominanzverhältnisse! A. L.).
7. Bildungsstoff für Gefärbtsein läßt Bildungsstoff für totalen Albinismus nicht zur Geltung kommen. (Das bekannte Dominanzverhältnis! A. L.)
8. Bildungsstoff für Gefärbtsein ist nicht mit Bildungsstoff für Hautpigment (Farbstoff der Haare, Haut, Augen usw.) zu verwechseln und vererbt sich unabhängig von ihm; auch Albinos entstehen aus befruchteten Eizellen mit Bildungsstoff für Hautpigment, aber ohne Bildungsstoff für Gefärbtsein d. h. für die Möglichkeit des Zurgeltungskommens des in ihnen enthaltenen Bildungstoffes für Hautpigment. (Diese Auffassung entspricht offenbar der jetzt allgemein anerkannten CUÉNOT'schen Annahme des Vorhandenseins eines Faktors C für das Zustandekommen von Farbe überhaupt und von speziellen Färbungsfaktoren. A. L.)
9. Von Bildungsstoffen für Hautpigment gibt es drei Arten: Bildungsstoff für gelbes Hautpigment, Bildungsstoff für echte Graufärbung und Bildungsstoff für schwarzes Hautpigment. Alle drei vererben sich unabhängig voneinander.
10. Bildungsstoff für gelbes Hautpigment läßt Bildungsstoff für echte Graufärbung und Bildungsstoff für schwarzes Hautpigment weniger gut zur Geltung kommen, als wenn nur die betreffenden Bildungsstoffe in der befruchteten Eizelle vorhanden sind. Ebenso läßt Bildungsstoff für echte Graufärbung Bildungsstoff für schwarzes Hautpigment in der großen Mehrzahl der Fälle weniger gut zur Geltung kommen. (Gelb ist epistatisch zu Grau und Grau zu Schwarz A. L.)
11. Unabhängig von der Farbe des Hautpigments ist der Grad der Farbstoffaufnahmefähigkeit der Haut und der Augen. Man kann drei Grade unterscheiden: schwache, mäßige und gute Farbstoffaufnahmefähigkeit der Haut. (Man wird sich hierbei an die modernen Intensitäts- bzw. Konzentrationsfaktoren des Pigmentes erinnern A. L.)
12. Der Bildungsstoff für gute Farbstoffaufnahmefähigkeit läßt den für mäßige und schwache, der für mäßige den für schwache weniger gut zur Geltung kommen.
13. Blaue Mäuse haben schwarzes Hautpigment bei schwacher Farbstoffaufnahmefähigkeit. Braune Mäuse haben schwarzes Hautpigment bei mäßiger Farbstoffaufnahmefähigkeit. Schwarze Mäuse haben schwarzes Hautpigment bei guter Farbstoffaufnahmefähigkeit, könnten aber auch wohl einmal graues, sehr selten gelbes, enthalten. Gelbe Mäuse mit roten Augen haben oft nur gelbes Hautpigment bei schwacher, mäßiger oder guter Farbstoffaufnahmefähigkeit der Haut und der Augen und sind dementsprechend hellgelb, schlechtweg „gelb“ oder rotgelb. Gelbe Mäuse mit schwarzen Augen entstehen aus befruchteten Eizellen mit Bildungsstoff für gelbes und Bildungsstoff für schwarzes oder graues Hautpigment, doch kommen diese beiden weit weniger zur Geltung. Fahle Mäuse (isabellfarbige bzw. matt lehmfarbige) sind Mäuse mit schwacher Farbstoffaufnahmefähigkeit, bei denen neben Bildungsstoff für Gelbfärbung auch Bildungsstoff für Schwarz- und Graufärbung vorhanden sein kann, aber weniger zur Geltung kommt. Fahle und gelbe Mäuse sind nicht durchgreifend zu trennen. Graugelbe Mäuse entstehen aus befruchteten Eizellen mit Bildungsstoff für gelben und für schwarzen oder grauen Hautfarbstoff, bei denen der Bildungsstoff für gelben Farbstoff stark zur Geltung kommt. Gelbgraue Mäuse sind Mäuse aus befruchteten Eizellen mit Bildungsstoff für gelbe und für schwarze oder echte graue Hautfärbung, bei denen der gelbe Farbstoff nicht so stark vorherrscht. Graue Mäuse entstehen

aus Eiern mit Bildungstoff für schwache, mäßige oder gute Farbstoffaufnahmefähigkeit der Haut und mit solchen für echte Graufärbung oder mit Bildungstoffen für graues und schwarzes oder für graues und gelbes oder für schwarzes und gelbes Hauptpigment.

14. Wollen wir übergehen.

15. Tanzen oder Laufen (*motio* = *M*), Albinismus oder Gefärbtsein (*pigmentatio* = *P*), Farbaufnahmefähigkeit der Haut und, dem entsprechend, Sättigung der Farbe (*saturatio* = *S*), Farbe des Hauptpigments (*coloratio* = *C*) und Scheckungsgrad (*variegatio* = *V*) sind, da sie sich unabhängig voneinander vererben, an besondere Bildungstoffportionen der befruchteten Eizelle gebunden, mögen diese Bildungstoffportionen nun noch der Vererbung anderer Eigenschaften dienen oder nicht.

Dabei unterscheidet HAACKE:

1. M_I und M_{II} , Bildungstoff für Laufmaus- und für Tanzmausbewegung.
Kombinationen. a) in Laufmäusen: $M_I M_I$ oder $M_I M_{II}$,
b) in Tanzmäusen: $M_{II} M_{II}$.
2. P_I und P_{II} , Bildungstoff für Gefärbtsein und für totalen Albinismus.
Kombinationen. a) in farbigen Mäusen: $P_I P_I$ oder $P_I P_{II}$,
b) in Albinos: $P_{II} P_{II}$.
3. V_I , V_{II} und V_{III} , Bildungstoff für Einfarbigkeit, für Weißgezeichnetsein und für Buntsein.
Kombinationen. a) in einfarbigen Mäusen: $V_I V_I$, $V_I V_{II}$ oder $V_I V_{III}$,
b) in weiß gezeichneten Mäusen: $V_{II} V_{II}$ oder $V_{II} V_{III}$,
c) in bunten Mäusen: $V_{III} V_{III}$.
4. S_I , S_{II} und S_{III} , Bildungstoff für gute, für mäßige und für schwache Sättigung der Haut.
Kombinationen. a) in dunkeln Mäusen: $S_I S_I$, $S_I S_{II}$ oder $S_I S_{III}$,
b) in mäßig dunkeln Mäusen: $S_{II} S_{II}$ oder $S_{II} S_{III}$,
c) in hellen Mäusen: $S_{III} S_{III}$.
5. C_I , C_{II} und C_{III} , Bildungstoff für gelbes Pigment, für echte Graufärbung und für schwarzes Hauptpigment.
Kombinationen. a) $\left\{ \begin{array}{l} \text{in gelben} \\ \text{in fahlen} \end{array} \right\}$ Mäusen: $C_I C_I$, $C_I C_{II}$ oder $C_I C_{III}$,
b) $\left\{ \begin{array}{l} \text{in graugelben} \\ \text{in gelbgrauen} \end{array} \right\}$ Mäusen: $C_I C_{II}$ oder $C_I C_{III}$,
c) in grauen Mäusen: $C_I C_{II}$, $C_I C_{III}$, $C_{II} C_{II}$ oder $C_{II} C_{III}$,
d) $\left\{ \begin{array}{l} \text{in blauen} \\ \text{in braunen} \end{array} \right\}$ Mäusen: $C_{III} C_{III}$,
e) in schwarzen Mäusen: $C_{III} C_{III}$, ausnahmsweise auch wohl einmal $C_{II} C_{III}$ · $C_{II} C_{III}$ scheint nämlich nach HAACKE zusammen mit $S_I S_I$, $S_I S_{II}$ oder $S_I S_{III}$ manchmal schwarzgraue Mäuse zu geben, die sich von echten schwarzen kaum unterscheiden lassen.

HAACKE zeigt nun, wie durch Kombination der verschiedenen Bildungstoffhälften in den befruchteten Eiern die verschiedenen Mäuseformen entstehen können und wählt als Beispiel das befruchtete Ei einer blauen, weiß gezeichneten Laufmaus. Ein solches enthält entweder $M_I M_I$ oder $M_I M_{II}$, außerdem entweder $P_I P_I$ oder $P_I P_{II}$, außerdem entweder $V_{II} V_{II}$ oder $V_{II} V_{III}$. Es muß ferner enthalten $S_{III} S_{III}$ und $C_{III} C_{III}$. In den von einer solchen Laufmaus erzeugten reifen Ei- oder Samenzellen stecken folgende Bildungstoffe (Trennung der antagonistischen Gene, Bildung der reinen Gameten nach MENDEL, A. L.): entweder M_I oder M_{II} , außerdem P_I oder P_{II} , außerdem entweder V_{II} oder V_{III} , außerdem sicher S_{III} und C_{III} .

In interessanter und im ganzen durchaus den neuesten Vorstellungen entsprechender Weise vergleicht HAACKE die Zusammensetzung eines befruchteten Eies aus frei kombinierbaren Bildungstoffhälften mit der Zusammensetzung einer chemischen Verbindung aus Molekülen und Atomen. „Wie die analytische Chemie mit auswechselbaren Atomen und Atomgruppen operiert, so wird die Keimanalyse einst mit auswechselbaren Molekülen und Molekülgruppen hantieren. Man wird Tier- und Pflanzenzucht betreiben und dabei beobachten, welche Eigenschaften und Gruppen von Eigenschaften austauschbar, substituierbar sind. Daraus wird sich die Anzahl der verschiedenen Bildungs-

stoffportionen des Keimes ergeben. Und ob diese in bestimmter Weise im Keime angeordnet sind, darüber wird uns analytisch-biologische Experimentalwissenschaft, aber niemals bloße Grübeleien im Denkerstübchen, über kurz oder lang gleichfalls belehren.“

HAACKE vergleicht seine Hauptsätze mit denen MENDELS und sagt, eine größere Übereinstimmung könne man nicht verlangen. Indessen sage MENDELS Satz mehr als der seinige, insofern er sagt, daß die verschiedenen möglichen Formen von Fortpflanzungszellen in gleicher Zahl gebildet werden. (Aus dieser Annahme leitet sich die Möglichkeit der Berechnung der theoretischen MENDELSchen Zahlenverhältnisse ab.)

IV. Einfarbige Laufmäuse (mit Ausnahme der X-gelben) mit schwarzen Augen. Untersuchungen von Cuénot, G. M. Allen, Miß Durham, Hagedoorn, Morgan.

Einfarbig wildgraue, zimtgraue, schwarze, blaue, braune und blaßbraune Mäuse. Über die Erbliehkeitsverhältnisse der verschiedenen einfarbigen Farbenvarietäten der Mäuse hat vor allem wieder Cuénot (1903—1905) viele und erfolgreiche Zuchtversuche angestellt. Er stellte die Farben einander als Allelomorpha gegenüber und ermittelte die schon früher erwähnten Dominanzverhältnisse Gelb > Grau > Schwarz > Braun. Er hat auch schon zur Erklärung gewisser Erscheinungen ein Gen (einen Faktor) eingeführt, welcher große Dichtigkeit des Pigmentes bedingt, und ein solches, welches das Pigment verdünnt, zerstreut, aufhellt. So ließ er das Braun entstehen durch Einwirkung des Verdünnungsfaktors auf Schwarz, das zimtgraue Haarkleid („cinnamon-agouti“) durch Einwirkung auf das gewöhnliche Mausgrau.

Glover M. Allen (1904, vorläufige Mitteil. Castle and Allen 1903) hat seine Vererbungsversuche auch auf die einfarbig pigmentierten Mäuse ausgedehnt und sehr wichtige Resultate erhalten, die der Hauptsache nach von den seitherigen Experimentatoren bestätigt worden sind. Da sie indessen nach manchen Richtungen überholt und sowohl durch ausgedehntere als durch mehr ins einzelne gehende Untersuchungen vervollständigt worden sind, mag es genügen, die ausführliche Zusammenfassung, die der Autor gibt, möglichst vollständig wiederzugeben, um so mehr, als er im wesentlichen zu denselben Resultaten gelangt ist wie CUÉNOT.

A. Die graue Farbe des Haarkleides setzt sich aus den drei Pigmenten Schwarz, Schokoladebraun und Gelb zusammen (BATESON-DURHAM 1903). Diese Pigmentkonstellation, die für die wilde Maus charakteristisch ist, das Wildgrau, ist stark dominant über jegliche Farbenvarietät des Züchters (vielleicht mit Ausnahme der gelben, die ALLEN nicht zur Verfügung stand).

Als ALLEN graue Heterozygoten (mit rezessivem Albinismus) untereinander kreuzte, traten in der F_2 -Nachkommenschaft auch einige wenige schwarze Mäuse auf.

Bei der Paarung von grauen Heterozygoten aus der Kreuzung Schwarzweiß-Scheck \times Albino trat Spaltung in Goldgrau, Schokoladebraun und Schwarz ein.

[Die Autoren englischer Zunge gebrauchen die Bezeichnung „golden

agouti“, goldgrau, in verschiedener Bedeutung und es herrscht hierüber eine heillose Verwirrung.

ALLEN versteht unter „golden agouti“ Wildgrau ohne das schwarze Element. MIß DURHAM versteht (siehe besonders 1908) unter „golden agouti“ das „agouti“ schlechthin, die Färbung der Wildmaus, das Wildgrau mit Schwarz. Wenn aus den Elementen oder Komponenten dieser wildgrauen Färbung das Schwarz verschwindet, so nennt sie die so entstehende Färbung „Cinnamon agouti“ = zimtgrau. Sie sagt, daß BATESON (1903) die Bezeichnungen falsch angewendet habe. ALLEN hat die Termini im Sinne von BATESON benutzt. Wir korrigieren im nachstehenden nach MIß DURHAM und sagen „zimtgrau“, wo ALLEN „goldgrau“ sagt.]

B. Schwarze Mäuse. Die Haare besitzen das schwarze und braune Pigment; das gelbe fehlt.

Schwarze Mäuse zeugen schwarz rein weiter, auch wenn der eine Elter den Albinismus rezessiv enthält.

Wenn man schwarze Mäuse mit solchen Albinos kreuzt, deren Eltern grau oder von verschiedener Farbe waren, so entsteht graue und gelegentlich auch schwarze Nachkommenschaft.

Schwarz dominiert über Braun (Schokoladebraun), so daß eine schwarze Maus oder ein Albino mit latentem Schwarz (im Sinne von CUÉNOT) bei der Paarung mit einer schokoladebraunen Maus nur schwarze Nachkommenschaft zeugt.

Bei Inzucht der schwarzen Heterozygoten (mit rezessivem Braun) entstehen sowohl schwarze als schokoladebraune F_2 -Individuen im annähernden Zahlenverhältnis von 3 : 1.

Bei Rückkreuzung hingegen solcher schwarzer Heterozygoten mit schokoladebraunen Homozygoten treten schwarze und braune Nachkommen in ungefähr gleicher Zahl auf.

Wenn schwarze Mäuse (oder Albinos mit kryptomerem Schwarz) mit zimtgrauen gekreuzt werden, treffen wieder die drei Pigmente zusammen und es entsteht wildgraue Nachkommenschaft. Doch gibt es einige noch nicht liquide Komplikationen.

ALLEN war die Rolle des „Sprenkelungsfaktors“ der Haare noch nicht bekannt. Darum sind die folgenden Konstatierungen besonders bemerkenswert.

ALLEN hat nicht nachweisen können, daß Schwarz über Zimtgrau dominiert. Kreuzt man rassereine schwarze mit rassereinen zimtgrauen Mäusen, so entsteht regelmäßig wildgraue Nachkommenschaft. Bei der Inzucht solcher wildgrauer F_1 -Heterozygoten traten in der F_2 -Generation schwarze, wildgraue und zimtgraue Tiere auf, so daß sich die Merkmale Schwarz und Zimtgrau als selbständig und erbinheitlich erwiesen. Bei der Rückkreuzung eines solchen wildgrauen Heterozygoten mit dem reinen zimtgrauen Elter traten ebenfalls die drei Haarfarben Schwarz, Wildgrau und Zimtgrau auf. Also muß

der zimtgraue Elter einige Gameten gebildet haben, die bloß das Merkmal „Schokoladebraun“ besaßen.

C. Die schokoladebraunen Mäuse (die bloß dieses Pigment enthalten) zeugen rein weiter, auch wenn einer der Eltern durch rezessiven Albinismus heterozygotisch ist. Kreuzt man einen Albino, dessen beide Eltern heterozygotische schokoladebraune Mäuse waren, mit einer schokoladebraunen Maus, so wird die gefärbte Nachkommenschaft ausschließlich schokoladebraun sein.

Aus der Paarung von schokoladebraunen Mäusen mit Albinos von wildgrauer Abstammung gehen wildgraue Mäuse hervor.

Die Erscheinung, daß, wenn man schokoladebraune Mäuse mit Albinos von gemischter Herkunft kreuzt, in einigen wenigen Fällen schwarze Junge auftraten, vermochte ALLEN noch nicht sicher zu erklären. Er war aber ganz nahe an der richtigen Deutung. Ebenso verhält es sich mit folgenden Versuchsergebnissen.

Bei Inzucht der wildgrauen F_1 -Heterozygoten aus der Kreuzung Schokoladebraun \times Albino traten in der F_2 -Generation nicht, wie ALLEN erwartete, 25 % schokoladebraune Tiere auf, sondern ungefähr 75 % wildgraue; der Rest war zimtgrau, schwarz und schokoladebraun, wobei die schwarzen und zimtgrauen zahlreicher waren als die schokoladebraunen. Bei der Rückkreuzung eines der genannten wildgrauen Heterozygoten mit der schokoladebraunen Parentalform traten wohl wildgraue, schwarze und zimtgraue Nachkommen auf, aber keine schokoladebraunen.

D. Die zimtgrauen Mäuse (gelbes und braunes Pigment vorhanden, das schwarze fehlt) zeugen in der Regel rein weiter, doch treten gelegentlich schokoladebraune Nachkommen auf.

Die Kreuzungen von zimtbraunen Mäusen mit Albinos von gemischter Herkunft (darunter wildgraue) ergaben meist wildgraue Junge, seltener auch zimtgraue und schwarze. (Es kommt eben ganz darauf an, welche Farbfaktoren die Albinos kryptomer führen. A. L.)

Nach Inzucht dieser wildgrauen F_1 -Heterozygoten bestand die F_2 -Nachkommenschaft aus ca. 25 % zimtgrauen und 75 % wildgrauen. Es wurde ein einziges schwarzes Exemplar beobachtet.

Bei der Rückkreuzung dieser selben wildgrauen Heterozygoten mit der homozygotisch zimtgrauen Paternalform entstanden bloß wildgraue und zimtgraue Nachkommen, die wildgrauen leicht in Mehrzahl.

Später (1908) hat Miß Durham die CUÉNOTSchen Untersuchungen durch zahlreiche und mannigfaltige Zuchtversuche erweitert und in einzelnen Punkten berichtigt. Sie hat ihre Aufmerksamkeit hauptsächlich den verdünnten Farben („dilute colours“) zugewendet. Die verschiedenen Farbengene stellt sie einander nicht als Allelomorpha gegenüber, sie stehen zueinander nicht im Verhältnis der Dominanz und Rezessivität, sondern in dem Verhältnis epi- resp.

hypostatischer Über- resp. Unterordnung. Dagegen steht jedes positive Farben-
gen zu seinem negativen Allelomorph im Verhältnis der Dominanz.

Aus den Versuchen von Miß DURHAM geht hervor, daß nicht Braun, sondern
Blau (im Sinne der Züchter) die verdünnte Form von Schwarz ist.

Außerdem führt sie die Vereinfachung ein, daß, wenn *C* allein
vorkommt, d. h. nicht begleitet ist von anderen positiven Farbengen, dadurch die braune Farbe bedingt ist. Fehlen der braunen Farbe, also *c*,
bedingt Albinismus.

Miß DURHAM gelangt zur Aufstellung folgender Differentialformeln

$CMyM$ = grau, wildgrau

$CMy m$ = zimtgrau („cinnamon agouti“)

$CmyM$ = schwarz $\left\{ \begin{array}{l} CmyMP = \text{schwarz (P das Verdichtungsgen)} \\ CmyMp = \text{blau (p das Verdünnungsgen)} \end{array} \right.$

$Cmy m$ = braun $\left\{ \begin{array}{l} Cmy mP = \text{braun („chocolate“)} \\ Cmy mp = \text{hellbraun („silver-fawn“).} \end{array} \right.$

[Wir ersetzen überall die DURHAMSchen Symbole *G* („gray or agouti factor“) und *B* („black determiner“) mit unseren eigenen *My* und *M*. Wir schreiben auch zur leichteren Orientierung überall die Formeln, während Miß DURHAM das unterläßt. Den Verdichtungsfaktor nennen wir bekanntlich *P*, sein Fehlen (den Verdünnungsfaktor) *p*.]

Kreuzungsversuche von Miß DURHAM. Wir machen besonders
auf die Zusammenstellungen der empirischen und der theoretisch berechneten
Zahlen aufmerksam.

P_1 (Grau) $CMyM \times Cmy m$ (Braun)
 F_1 $CMy m$ (Grau)
Gameten $CMyM, CMy m, Cmy M, Cmy m$
Dihybridismus mit 16 Kombinationen.

F_2	$CMyM$	$CMy m$	$Cmy M$	$Cmy m$
$CMyM$	$CMyM$ $CMyM$ grau 1	$CMyM$ $CMy m$ grau 2	$CMyM$ $Cmy M$ grau 3	$CMyM$ $Cmy m$ grau 4
$CMy m$	$CMy m$ $CMyM$ grau 5	$CMy m$ $CMy m$ zimt 1	$CMy m$ $Cmy M$ grau 6	$CMy m$ $Cmy m$ zimt 2
$Cmy M$	$Cmy M$ $CMyM$ grau 7	$Cmy M$ $CMy m$ grau 8	$Cmy M$ $Cmy M$ schwarz 1	$Cmy M$ $Cmy m$ schwarz 2
$Cmy m$	$Cmy m$ $CMyM$ grau 9	$Cmy m$ $CMy m$ zimt 3	$Cmy m$ $Cmy M$ schwarz 3	$Cmy m$ $Cmy m$ braun 1

Resultat: 9 grau : 3 zimt : 3 schwarz : 1 braun.

Züchtungsergebnisse von DURHAM	22	6	5	3
Theoretische Erwartung	20,5	6,75	6,75	2,25
Züchtungsergebnisse von CUÉNOT	41	15	15	5
Theoretische Erwartung	42,75	14,25	14,25	4,75

	P_1	(Schwarz) $CmyM \times c$ (Albino)
gibt in	F_1	uniform schwarz
	F_2	schwarz : weiß
Experimentelle Resultate	54	11
Theoretische Erwartung (3 : 1) . .	48,75	16,25

	P_1	(Schwarz) $CmyM \times CmyM P$ (Braun)
gibt in	F_1	uniform schwarz
in	F_2	schwarz braun
Experimentelle Resultate	42	17
Theoretische Erwartung (3 : 1) . .	44,25	14,75

	P_1	(Schwarz) $CmyM P \times cmyM P$ (Albino mit latentem Braun)
gibt in	F_1	uniform schwarze Mäuse
in	F_2	schwarz braun albinotisch
Experimentelle Resultate	76	24 27
Theoretische Erwartung (9 : 4 : 3) . .	71,44	23,81 31,75

	P_1	(Schwarz) $CmyM P \times CmyM p$ (Blau)
gibt in	F_1	schwarze: $CmyM P p$, wie zu erwarten
und in	F_2	schwarze und blaue
Experimentelle Resultate . .	50	13
Theoretische Erwartung (3 : 1) . .	47,25	15,75

	P_1	(heterozygotisch Schwarz) $CmyM P p \times cmyM P$ (mit dem p -Gen) (mit dem M - und P -Gen) Albino
gibt in	F_1	wie zu erwarten, lauter schwarze Exemplare $CcmyM P p$
und in	F_2	schwarze blaue Albinos
mit den empirischen Zahlen	21	4 6
bei der theoretischen Berechnung von . .	17,44	5,81 7,75
	(9 : 3 : 4)	

Die theoretische Berechnung geschieht in folgender Weise.

Die F_1 -Hybriden bilden vier verschiedene Arten von reinen Gameten, nämlich $CmyM P$, $CmyM p$, $cmyM P$, $cmyM p$.

Es entstehen also in den Zygoten 16 verschiedene Kombinationen nach folgendem Schema:

Gameten	$CmyM P$	$CmyM p$	$cmyM P$	$cmyM p$
$CmyM P$	$CmyM P$ schwarz 1	$CmyM P p$ schwarz 2	$CcmyM P$ schwarz 3	$CcmyM P p$ schwarz 4
$CmyM p$	$CmyM P p$ schwarz 5	$CmyM p$ blau 1	$CcmyM P p$ schwarz 6	$CcmyM p$ blau 2
$cmyM P$	$CcmyM P$ schwarz 7	$CcmyM P p$ schwarz 8	$cmyM P$ albino 1	$cmyM P p$ albino 2
$cmyM p$	$CcmyM P p$ schwarz 1	$CcmyM p$ blau 3	$cmyM P p$ albino 3	$cmyM p$ albino 4

P_1 (Schwarz) $CmyMP \times Cmymp$ (Hellbraun = silver-fawn)
Dihybridismus

ergibt in F_1 , wie zu erwarten, lauter schwarze $CmyMmPp$.

Diese ergeben in

F_2	schwarze	blaue	braune	hellbraune Tiere
Experimentelle Resultate	67	21	20	5
Theoretische Berechnung (9:3:3:1).	63,56	21,19	21,19	7,06

P_1 (Braun) $CmyMP \times Cmymp$ (Blau)

Das ist ein interessanter Kontrollversuch, denn theoretisch muß er genau dasselbe Resultat liefern, wie der vorhergehende, da exakt die gleichen Gene vorkommen, nur auf die beiden Paarlinge verschieden verteilt. Der braune Paarling hat das m , dafür der blaue das M . Daß Kreuzung von schwarz und hellbraun genau dasselbe Resultat liefern soll, wie Kreuzung von braun und blau, ist bei Unkenntnis der MENDELSchen Gesetze und Vererbungsformeln von vornherein gewiß nicht zu erwarten.

In der F_1 -Generation erhielt Miß DURHAM die von ihr erwarteten schwarzen Mäuse und in der F_2 -Generation

	schwarzen	blauen	braunen	hellbraunen
in folgenden Zahlen	44	17	17	8
Theoretische Berechnung (9:3:3:1) .	48,375	16,125	16,125	5,375

P_1 (Blau) $CmyMp \times cmyMP$ (Albino mit latentem Braun).

Es ist ein Fall von Trihybridismus, welcher in F_1 , ganz nach der theoretischen Erwartung, lauter schwarze, $CcmyMmPp$, ergibt. Es werden acht verschiedene, reine Gameten gebildet, nämlich $CmyMP$, $CmyMp$, $CmymP$, $CmymP$, $cmyMP$, $cmyMp$, $cmymP$, $cmymP$, und es ergeben sich daraus 64 Kombinationen nach umstehender Tabelle (S. 508).

Es sollten also nach der theoretischen Berechnung fünf verschiedene Phänotypen entstehen: schwarze, blaue, braune, hellbraune und Albinos im Zahlenverhältnis von 27:9:9:3:16.

	schwarze,	blaue,	braune,	hellbraune,	Albinos.
Tatsächlich erhielt Miß DURHAM in der F_2 -Generation	33	10	8	2	12
Die theoretische Berechnung ergibt	27,42	9,14	9,14	3,05	16,25

P_1 (Blau) $CmyMp \times Cmymp$ (Hellbraun)

ergibt in F_1 ganz nach der Voraussicht lauter blaue Mäuse ($myMmPp$). Es ist ein einfacher Fall von Monohybridismus. Die Versuche ergaben in der F_2 -Generation 46 blaue und 17 hellbraune Mäuse, bei einer theoretischen Voraussicht von 47,25 blauen und 15,75 hellbraunen.

P_1 (heterozygotisch Blau) $CmyMmP \times Cmymp$ (Hellbraun)

ergab in F_1 , wie vorausgesehen, gleichviel blaue wie hellbraune, denn die heterozygotisch blaue Maus bildete zwei Sorten von reinen Gameten, nämlich 1. $CmyMP$ und 2. $Cmymp$, die sich mit nur einer Sorte Gameten ($CmymP$) der homozygotischen hellbraunen Form verbanden, so daß annähernd gleich viele $Cmymp$ und $CmyMmP$ entstehen mußten.

Tatsächliches Resultat	37	blaue,	36	hellbraune.
Theoretische Erwartung	36,5	„	36,5	„

P_1 (Blau) $CmyMP \times cmymP$ (Albino mit latentem Hellbraun)

ergab in F_1 lauter blaue Individuen: $CcmyMmPp$.

Diese bilden (Dihybridismus) viererlei Gameten, nämlich $CmyMP$, $CmymP$, $cmyMP$ und $cmymP$. Es entstehen nach der Berechnung in F_2 in 16 Kombinationen drei Phänotypen, nämlich blaue, hellbraune und Albinos im Zahlenverhältnis von 9:3:4.

Tatsächliches Ergebnis der Zuchtversuche . .	55	blaue,	26	hellbraune,	36	Albinos.
Theoretische Erwartung	65,81	„	21,94	„	29,25	„

Gameten	<i>C my M P</i>	<i>C my M p</i>	<i>C my m P</i>	<i>C my m p</i>	<i>c my M P</i>	<i>c my M p</i>	<i>c my m P</i>	<i>c my m p</i>
<i>C my M P</i>	<i>C my M P</i> schwarz 1	<i>C my M P p</i> schwarz 2	<i>C my M m P</i> schwarz 3	<i>C my M m P p</i> schwarz 4	<i>C c my M P</i> schwarz 5	<i>C c my M P p</i> schwarz 6	<i>C c my M m P</i> schwarz 7	<i>C c my M m P p</i> schwarz 8
<i>C my M p</i>	<i>C my M P p</i> schwarz 9	<i>C my M p</i> blau 1	<i>C my M m P p</i> schwarz 10	<i>C my M m p</i> blau 2	<i>C c my M P p</i> schwarz 11	<i>C c my M p</i> blau 3	<i>C c my M m P p</i> schwarz 12	<i>C c my M m p</i> blau 4
<i>C my m P</i>	<i>C my M m P</i> schwarz 13	<i>C my M m P p</i> schwarz 14	<i>C my m P</i> braun 1	<i>C my m P p</i> braun 2	<i>C c my M m P</i> schwarz 15	<i>C c my M m P p</i> schwarz 16	<i>C c my m P</i> braun 3	<i>C c my m P p</i> braun 4
<i>C my m p</i>	<i>C my M m P p</i> schwarz 17	<i>C my M m p</i> blau 5	<i>C my m P p</i> braun 5	<i>C my m p</i> hellbraun 1	<i>C c my M m P p</i> schwarz 18	<i>C c my M m p</i> blau 6	<i>C c my m P p</i> braun 6	<i>C c my m p</i> hellbraun 2
<i>c my M P</i>	<i>C c my M P</i> schwarz 19	<i>C c my M P p</i> schwarz 20	<i>C c my M m P</i> schwarz 21	<i>C c my M m P p</i> schwarz 22	<i>c my M P</i> albino 1	<i>c my M P p</i> albino 2	<i>c my M m P</i> albino 3	<i>c my M m P p</i> albino 4
<i>c my M p</i>	<i>C c my M P p</i> schwarz 23	<i>C c my M p</i> blau 7	<i>C c my M m P p</i> schwarz 24	<i>C c my M m p</i> blau 8	<i>c my M P p</i> albino 5	<i>c my M p</i> albino 6	<i>c my M m P p</i> albino 7	<i>c my M m p</i> albino 8
<i>c my m P</i>	<i>C c my M m P</i> schwarz 25	<i>C c my M m P p</i> schwarz 26	<i>C c my m P</i> braun 7	<i>C c my m P p</i> braun 8	<i>c my M m P</i> albino 9	<i>c my M m P p</i> albino 10	<i>c my m P</i> albino 11	<i>c my m P p</i> albino 12
<i>c my m p</i>	<i>C c my M m P p</i> schwarz 27	<i>C c my M m p</i> blau 9	<i>C c my m P p</i> braun 9	<i>C c my m p</i> hellbraun 3	<i>c my M m P p</i> albino 13	<i>c my M m p</i> albino 14	<i>c my m P p</i> albino 15	<i>c my m p</i> albino 16

P_1 (Braun) $CmymP \times Cmym p$ (Hellbraun) gibt immer braune F_1 .

P_1 (Braun) $CmymP \times cmymP$ (Albino mit latentem Braun)
ergab in F_1 , wie erwartet, lauter braune und in F_2 braune und albinotische im erwarteten Verhältnis von annähernd 3:1, nämlich:

Tatsächliches Ergebnis der Zuchtversuche . . . 99 braune und 27 weiße
bei einer theoretischen Erwartung von 94,5 braunen und 31,5 Albinos.

P_1 (heterozygotisches Braun mit c) $CcmymP \times cmymP$ (Albino mit latentem Braun)

ergibt in F_1 , wie erwartet, ungefähr die Hälfte braune und die Hälfte Albinos,
nämlich 14 braune und 15 Albinos
nach der theoretischen Erwartung . . . 14,5 „ „ 14,5 „

P_1 (heterozygotisches Braun mit c) $CcmymP \times cmym p$ (Albino mit latentem Hellbraun)

Theoretisch erwartet werden gefärbte und ungefärbte in gleicher Zahl und unter den gefärbten braune und hellbraune im Verhältnis von 3:1.

Resultat der Zuchtversuche . . . 13 braune, 4 hellbraune, 18 Albinos.

Theoretische Erwartung 12,75 „ 4,25 „ 18 „

Hellbraun, Differentialformel $Cmym p$ kann nur mit Bezug auf das Gen c heterozygotisch sein: $Ccmym p$; und es können bei Kreuzungen von hellbraunen untereinander mithin außer hellbraunen höchstens noch Albinos auftreten, da alle übrigen Gene, außer C , rezessiver Natur sind.

P_1 (Hellbraun) $Cmym p \times cmymP$ (Albino mit latentem Braun)

ergibt in F_1 lauter braune Mäuse und in F_2 nach der theoretischen Erwartung braune, hellbraune und Albinos, im Verhältnis von 9:3:4.

Die Zuchtversuche ergaben . . . 19 braune, 4 hellbraune, 6 Albinos.

Theoretische Erwartung 16,31 „ 5,44 „ 7,25 „

P_1 (heterozygotisches Hellbraun mit dem latenten Gen c für Albinismus) $Ccmym p \times Ccmym p$ (dasselbe heterozygotische Hellbraun)

läßt für F_1 hellbraune und Albinos im Zahlenverhältnis 3:1 erwarten.

Tatsächliche Züchtungsversuche . . . 30 hellbraune, 8 Albinos.

Theoretische Erwartung 28,5 „ 9,5 „

Wie früher erwähnt, betrachtet CUÉNOT die braune (schokoladebraune) Haarfarbe der Mäuse als die verdünnte Form von schwarz, während nach MIß DURHAM das, was die Züchter blau (eine aschblaugraue Farbe) nennen, verdünntes, abgeschwächtes Schwarz darstellt (Fehlen des Verdichtungs- oder Konzentrierungsfaktors P). Um hierüber noch größere Sicherheit zu erlangen, stellte MIß DURHAM (1911) noch weitere Kreuzungsversuche an.

Kreuzungen von Wildgrau mit Blau. Die Formeln sind nach MIß DURHAM (deren Symbole wir durch die unsrigen ersetzen) $MyMyMMPPPhPh \times mymyMMp p PhPh$ (Ph = Braun, C ist weggelassen).

In der F_1 -Generation erhielt MIß DURHAM, wie erwartet ($MymyMMPPp PhPh$), lauter wildgraue Tiere.

Gameten der F_1 -Generation	$MyMPPh$	$MyMPPh$
	$MyMpPh$	$MyMpPh$
	$myMPPh$	$myMPPh$
	$myMpPh$	$myMpPh$

Es entstehen nach der theoretischen Erwartung in der F_2 -Generation 16 Kombinationen mit vier Phänotypen, nämlich wildgraue, verdünnt wildgraue, schwarze und blaue im Zahlenverhältnis 9:3:3:1.

		verdünnt (blaß)		
	wildgrau	wildgrau	schwarz	blau
Beobachtet	30	13	10	4
Berechnet	32	10,7	10,7	3,6

Die hier als verdünnt oder blaß wildgrau bezeichneten Tiere sind den Züchtern wohl bekannt. Sie werden in England als „silver-brown“ bezeichnet, besser wäre die Bezeichnung „silver-agouti“ = silbern wildgrau. Nach CUÉNOT ist zimtgrau die verdünnte Form von wildgrau und nicht das hier erwähnte „silver-brown“ oder „silver-agouti“.

Kreuzte Miß DURHAM zimtgraue („cinnamon-agouti“) Mäuse mit hellbraunen (silver-fawn), nach ihr die verdünnte Form von schokoladebraun, so erhielt sie, wie erwartet, in der F_1 -Generation ausschließlich zimtgraue Tiere. $My My m m P P Ph Ph \times my my m m p p Ph Ph = My my m m P p Ph Ph$. In der F_2 -Generation müssen nach der Berechnung 16 Kombinationen in vier Phänotypen: zimtgraue, blaß oder verdünnt zimtgraue, schokoladebraune und hellbraune im Zahlenverhältnis von 9:3:3:1 auftreten.

		blaß oder verdünnt		hellbraun
	zimtgrau	zimtgrau	schokoladebraun	(silver fawn)
Beobachtet	39	10	9	4
Berechnet	34,8	11,6	11,6	3,9

Man kann also durch Einführung des negativen Konzentrierungsfaktors die verdünnten Formen sowohl von Wildgrau (gesprenkeltes Schwarz) als von Zimtgrau (gesprenkeltes Braun) züchten.

Kreuzung von Wildgrau ($My My M M P P Ph Ph$) mit Silbergrau (verdünnt wildgrau) ($My My M M p p Ph Ph$).

Es entstehen in der F_1 -Generation, wie erwartet, lauter wildgraue Tiere $My My M M P p Ph Ph$. In der F_2 -Generation erwartet man bei diesem einfachen Falle von Monohybridismus vier Kombinationen mit zwei Phänotypen: wildgraue und silbern (verdünnt) wildgraue, im Zahlenverhältnis von 3:1.

	wildgrau	silbern wildgrau
Beobachtet	45	16
Berechnet	45,75	15,25

Kreuzung von blaß (silbern) zimtgrau mit Hellbraun (silver-fawn) ($My My m m p p Ph Ph \times my my m m p p Ph Ph$) gibt in der F_1 -Generation, wie erwartet, lauter blaß (silbern) zimtgraue Mäuse von der Formel $My my m m p p Ph Ph$ (Monohybride).

F_2 -Generation.	hell (silbern) zimtgrau	hellbraun (silver-fawn)
Beobachtet	25	10
Berechnet	26,25	8,75

Kreuzung von Wildgrau mit Zimtgrau ($My My M M P P Ph Ph \times My My m m P P Ph Ph$) gibt in der F_1 -Generation, wie erwartet, monohybride Wildgraue.

F_2 -Generation.	wildgrau	zimtgrau
Beobachtet	9	4
Berechnet	9,75	3,25

Die Resultate dieser Kreuzungen sprechen neuerdings, hierin wird man Miß DURHAM beipflichten müssen, für ihre Auffassung von den Beziehungen zwischen Schwarz, Blau, Schokoladebraun, Hellbraun, Wildgrau, Silbern-wildgrau usw.

Die folgende Tabelle erläutert diese Beziehungen.

Schwarz mit dem Konzentrierungsfaktor $P P = \text{tiefschwarz}$ $my my M M P P Ph Ph$, dazu der Sprengelungsfaktor $My My = \text{wildgrau}$ $My My M M P P Ph Ph$.

Schwarz mit dem negativen Faktor $p p = \text{blau } my my M M p p Ph Ph$,
 dazu der Sprengelungsfaktor $My My = \text{silbern wildgrau}$.
 Braun mit dem Konzentrierungsfaktor $P P$ gibt schokoladebraun $my my m m P P Ph Ph$,
 dazu der Sprengelungsfaktor $My My = \text{zimtgrau } My My m m P P Ph Ph$.
 Braun mit dem negativen Faktor $p p = \text{hellbraun (silver-fawn) } my my m m p p Ph Ph$,
 dazu der Sprengelungsfaktor $My My = \text{blaß oder silbern zimtgrau } My My m m p p Ph Ph$.

Zum Schluß teilt Miß DURHAM noch ein mit der theoretischen Erwartung nicht in Einklang zu bringendes Resultat der Kreuzung wildgrauer Mäuse mit. Sie kreuzte wildgraue, mit Bezug auf den Sprengelungsfaktor heterozygotische ($My my$) Tiere miteinander und erwartete wildgraue und schwarze Junge im einfachen MENDELSchen Zahlenverhältnis von 3:1. Sie erhielt aber tatsächlich 76 wildgraue und 37 schwarze, was sich mit dem Zahlenverhältnis 3:1 nicht verträgt.

Miß DURHAM bemerkt auch noch, daß, wenn man wildgraue Mäuse mit schwarzen kreuzt, die daraus sich ergebenden wildgrauen Heterozygoten viel dunkler sind als die gewöhnlichen wildgrauen und sehr oft einen dunklen Streifen auf dem Rücken aufweisen. Also offenbar eine heterozygotisch intermediäre Bildung.

Im Jahre 1909 hat HAGEDOORN die Frage nach der genotypischen Beschaffenheit der gelben Mäuse wieder aufgenommen. Ihm schien der Widerspruch genauerer Untersuchung bedürftig, der darin zu liegen scheint, daß nach CUÉNOT bei den Mäusen die gelbe Haarfarbe zu schwarz epistatisch (im MENDELSchen Sinne dominant) ist, während nach CASTLE beim Kaninchen das Umgekehrte der Fall ist. HAGEDOORN geht von folgenden Überlegungen aus. Er erinnert daran, daß das Sprengelungsgen („barring factor“) My nicht nur die einzelnen farbigen Haare gesprenkelt macht und dadurch das Wildgrau („Agouti“) hervorruft, wobei auch die Zeichnungsmale („body-markings“) bestimmt werden, sondern daß es auch die Eigenschaft hat, den Farbenton des Haarkleides merklich lichter zu machen. HAGEDOORN hält es für wahrscheinlich, daß das Sprengelungsgen nicht einheitlich ist, sondern aus zwei getrennten Genen besteht, einem Hemmungsgen („Inhibiting factor“) und einem Zeichnungsgen („Marking factor“). Das Hemmungsgen hindert teilweise die Ausbildung der beiden dunklen Pigmente (Schwarz und Braun) und kommt offenbar bei denjenigen Nagern vor, bei denen, wie bei den Mäusen, die „Dominanz“ von Gelb über Schwarz und Braun beobachtet wurde. Das Zeichnungsgen hingegen macht die Haare gesprenkelt und ruft die Färbungsmale am Körper hervor: schwarze Augen, hellere Flecken hinter den Ohren, um den After herum, am Bauch und der Oberseite der Füße. Bei Vorhandensein des Zeichnungsgens und Fehlen des Hemmungsgens würde ein Tier mit dem Gen für Schwarz so schwarz aussehen, wie ein rein schwarzes Exemplar und die Sprengelung wahrscheinlich kaum sichtbar sein, wogegen die Zeichnungsmale um so auffälliger hervortreten müßten. Es würde wahrscheinlich das „black and tan“-Farbenmuster entstehen. Verf. erwähnt zugunsten seiner Auffassung die Erfahrung der Kaninchenzüchter, daß bei der Kreuzung von „black and tan“ mit Dunkelgelb Rückschläge ins Wildgrau erfolgen.

Nach HAGEDOORN kann die gelbe Farbe der Nagetiere in doppelter Weise zustande kommen. Einmal, bei Vorhandensein des Gens für gelbe Farbe, durch das Fehlen aller anderen Pigmentgene. In diesem Falle könnte auch das Hemmungsgen oder das Zeichnungsgen oder beide zusammen vorkommen, ohne ihr Vorkommen äußerlich zu verraten. Sodann könnten wir uns aber auch das Zustandekommen einer gelben Färbung bei gleichzeitigem Vorhandensein des Gens für Braun vorstellen, wenn nur zugleich auch das Hemmungsgen vorkäme. In diesem Falle dürfte aber das Zeichnungsgen nicht vorkommen, da sonst der Pelz zimtbraun-wildfarbig werden müßte. Es wäre sogar das Vorkommen aller drei Pigmente (Schwarz, Braun, Gelb) bei einer gelben Maus denkbar, vorausgesetzt das Vorhandensein des Hemmungsgens. Bei Fehlen dieses letzteren wäre der Pelz selbstverständlich schwarz, bei gleichzeitigem Vorkommen des Zeichnungs- und Hemmungsfaktors wildgrau. Es wären also hypothetisch nach HAGEDOORN folgende Formen von Gelb bei Nagetieren denkbar:

- a) Schwarz + Braun + Gelb + Hemmungsfaktor,
- b) Braun + Gelb + Hemmungsfaktor,
- c) Gelb + Hemmungsfaktor + Zeichnungsfaktor,
- d) Gelb + Hemmungsfaktor,
- e) Gelb + Zeichnungsfaktor,
- f) Gelb.

HAGEDOORN hat fünf von diesen sechs gelben Typen gezüchtet und zwar alle fünf schließlich als Homozygoten. Folgendes sind die Ergebnisse seiner Hybridationsversuche.

- a) Schwarz + Braun + Gelb + Hemmungsfaktor.

Die Kreuzung eines rußig-gelben (graugelben) Weibchens A mit einem schwarzen Männchen ergab nur rußig-gelbe Junge. Das Hemmungsgen dominiert über sein Fehlen.

Daß das rußig-gelbe Weibchen alle Pigmentfaktoren (Schwarz, Braun, Gelb) enthielt, geht aus dem Umstand hervor, daß es, gepaart mit einem albinotischen Männchen, das notorisch sowohl den Zeichnungsfaktor als das Hemmungsgen enthielt, wildgraue Junge gebär. Einen weiteren Beweis dafür lieferte eine Kreuzung desselben Weibchens mit einem gelben Männchen C, das weder Schwarz noch Braun, aber sowohl den Zeichnungs- als den Hemmungsfaktor besaß. Auch in diesem Falle wurden alle Jungen wildgrau. Die mikroskopische Untersuchung der Haare ergab den Nachweis von etwas schwarzem Farbstoff.

- b) Braun + Gelb + Hemmungsfaktor.

Ein orangegelbes Weibchen B, gepaart mit einem schwarzen Männchen, ergab orangegelbe Junge. Deutung: Der Hemmungsfaktor (beim ♀) ist dominant über sein Fehlen (beim ♂). Daß das Weibchen kein Schwarz besaß, geht daraus hervor, daß es, mit einem Albino gekreuzt, der den Hemmungsfaktor sowohl wie den Zeichnungsfaktor enthielt, zimtgelb-wildfarbige Nachkommenschaft lieferte. Das gleiche Resultat ergab eine Kreuzung des Weibchens B mit dem obengenannten gelben Männchen C. Die mikroskopische Untersuchung ergab das Vorkommen von etwas braunem Pigment.

- c) Gelb + Hemmungsfaktor + Zeichnungsfaktor.

Eine Kreuzung des gelben Männchens C mit dem orangegelben¹⁾ Weibchen A ergab wildgraue Junge. Das Weibchen A besaß eben alle drei Pigmente + Hemmungsfaktor, dagegen ohne Zeichnungsgen. Dieses nämliche gelbe Männchen C ergab, gekreuzt mit dem gelben Weibchen B (Braun + Hemmungsgen) zimtbraun-graue Nachkommenschaft.

Daß das gelbe Männchen C sowohl den Hemmungs- als den Zeichnungsfaktor besaß, zeigte sich auch bei einer Kreuzung mit einem blauen Weibchen, aus welcher wildgraue Junge entstanden. Die sogenannte blaue Haarfarbe entsteht (vergl. auch Miß DURHAMS Versuche) unter Einwirkung des Hemmungsfaktors bei Vorhandensein von Schwarz + Braun + Gelb. Das nämliche gelbe Männchen C wurde mit einem schwarzen Weibchen gepaart. Die Jungen wurden gemäß der theoretischen Erwartung wildgrau. Die Kreuzung mit einem braunen Weibchen dagegen ergab, wie erwartet, zimtbraun-graue (cinnamon-agouti) Nachkommenschaft, während die Kreuzung mit einem Albino nur gelbe Junge lieferte.

- d) Gelb + Hemmungsgen.

Aus der Kreuzung eines gelben Männchens D mit einem schwarzen Weibchen ergab sich lauter gelbe Nachkommenschaft; dasselbe Resultat erhielt HAGEDOORN, als er dieses nämliche gelbe Männchen D mit einem braunen Weibchen paarte. Diese Versuche decken sich mit jenen der Vorgänger HAGEDOORNS, welche aus ihnen den Schluß zogen, daß Gelb über Schwarz und Braun dominiert, während HAGEDOORN den Hemmungsfaktor für die Erscheinung verantwortlich macht. Sie ergeben das Fehlen des Zeichnungsgens auch beim Männchen D. Daß dieses Männchen kein Schwarz und kein Braun besitzt, wurde durch das Resultat einer Kreuzung mit einem weiblichen Albino bewiesen, der sowohl den Hemmungsfaktor als den Zeichnungsfaktor besaß. Es entstanden ausschließlich gelbe Junge.

- e) Gelb + Zeichnungsgen. HAGEDOORN hat diesen Typus noch nicht erhalten.

- f) Gen für Gelb allein.

Die Kreuzung des gelben Männchens F mit einem braunen Weibchen ergab braune Junge.

¹⁾ Druckfehler für rußig-gelb? [A. L.]

Die Kreuzung des gelben Männchens *F* mit einem schwarzen Weibchen ergab lauter schwarze Junge.

Deutung: Das Männchen *F* hatte den Faktor für Gelb allein, ohne den Hemmungsfaktor für Schwarz und Braun und ohne Schwarz und Braun. Daß es weder Schwarz noch Braun enthielt, ergibt sich aus dem Resultat einer Kreuzung mit einem Albino-gelbe Junge.

Offenbar, sagt HAGEDOORN, gehören die gewöhnlichen gelben Meerschweinchen und Kaninchen in diese Kategorien. Ihr Gelb ist nicht mit einem Hemmungsfaktor vergesellschaftet.

HAGEDOORN zieht aus seinen Versuchen folgende Schlußfolgerungen, die er — hierin geht er doch wohl teilweise zu weit — für zwingend („conclusively“) hält.

1. Es gibt verschiedene Kategorien („strains“) von Gelben bei den Nagern. Der Unterschied zwischen ihnen bezieht sich nicht nur auf das Pigment, sondern auch auf das Vorhandensein besonderer modifizierender Gene.

2. Gelbe Mäuse brauchen nicht notwendig heterozygotisch zu sein.

3. Ein Dominanzwechsel kommt nicht vor.

4. Es ist unmöglich, daß ein Pigment zu einem anderen dominant sei, vielmehr ist einfach das Vorhandensein eines Pigments dominant über sein Fehlen.

5. BATESONS „Presence and absence Hypothesis“ ist korrekt.

Eine empfindliche Unvollkommenheit der HAGEDOORNSchen Untersuchung liegt in der beschränkten Zahl der Versuche und in ihrer Beschränkung auf eine Generation. Leider gibt er auch die Zahl der erhaltenen Jungen bei den einzelnen Kreuzungen nicht an. Bei ganz geringen Zahlen spielt aber der Zufall eine viel zu große Rolle. Unter diesem Vorbehalt möchte man gern mehrere der HAGEDOORNSchen Schlußfolgerungen bestätigt sehen. Man würde von einem allgemeineren, auf andere Tiergruppen ausgedehnten Erfahrungsstandpunkte aus Befriedigung empfinden, wenn es sich bestätigen würde, daß bei den Mäusen gelb nicht epistatisch zu schwarz und braun ist, und daß gelb auch homozygotisch vorkommt. (A. L. 1910. Dieses Urteil hat sich als unrichtig erwiesen. A. L. 1913.)

Plate (1910) hat die HAGEDOORNSche Arbeit kritisiert und unter anderem folgendes hervorgehoben:

Die Haare der graugelben (rußig-gelben) und der orange-gelben Mäuse haben (nach PLATE) eine deutliche gelbe Endbinde. Sie müßten also auch den Zeichnungsfaktor enthalten, während die „sooty-yellows“ nach HAGEDOORN nur den Hemmungsfaktor führen.

Nach HAGEDOORN müßte aus der Kreuzung Graugelb (sooty-yellow, rußig-gelb) \times Schwarz eine ausschließlich graugelbe Nachkommenschaft resultieren, wie er, HAGEDOORN, tatsächlich beobachtet hat. PLATE erhielt aber aus dieser Kreuzung neben graugelben auch wildfarbige Junge.

HAGEDOORN gibt an, daß bei der Kreuzung Orange \times Schwarz, d. h. Braun + Gelb + Hemmungsfaktor \times Schwarz + Braun + Gelb orangefarbige Junge entstehen, während nach seinen eigenen Prämissen graugelbe Junge (wegen des Vorhandenseins von Schwarz) geworfen werden müßten.

In einer zweiten Arbeit vom nämlichen Jahre (1909): „Mendelian Inheritance of Sex“ teilt Hagedoorn weitere Versuche mit, über die in der ersten nicht berichtet wird. — Er kreuzte eine wild gefangene, hell orange-gelbe weibliche Maus, in deren Haaren die mikroskopische Untersuchung kein Schwarz, nur Braun und Gelb nachzuweisen vermochte, mit einem Albino, in welchem der Sprenke-lungsfaktor nicht enthalten war, und erhielt in der F_1 -Generation nur gelbe Junge, dagegen in der

F_2 -Generation 25 % homozygotisch gelbe, 50 % heterozygotisch gelbe und 25 % homozygotische Albinos. Bei einer Kreuzung des nämlichen Weibchens mit einem albinotischen Männchen, das den Sprenkelungsfaktor enthielt, erhielt er einen Wurf von lauter wildfarbig-zimtgelben d. h. zimtgrauen („cinnamon-agouti“) Jungen (siehe oben), die bei Inzucht 25 % homozygotisch gelbe, 50 % wildfarbig-zimtgelbe und 25 % albinotische Tiere ergaben. — Zu diesen Versuchen bemerkt HAGEDOORN: Es sei merkwürdig zu sehen, wie hier die Sprenkelung („barring“) mit dem Fehlen von Pigment verkoppelt ist. Diese Koppelung sei so fest, daß es ihm bei diesen Versuchsreihen niemals gelungen sei, wildfarbig-zimtgelbe Mäuse homozygotisch zu züchten. Jedes wildfarbig-zimtgelbe Individuum entstand durch das gleichzeitige Vorkommen der beiden Pigmente und der Sprenkelung in einem und demselben Tier, aber jedes solches Individuum war in beiden Beziehungen heterozygotisch. Sodann beweisen nach HAGEDOORN diese Versuche, daß das wild gefangene orangegelbe Weibchen homozygotisch gelb war. Es sei dies das erste bekannt gewordene Vorkommen von homozygotisch gelben Mäusen. — Die übrigen Angaben sind schon in der ersten Mitteilung enthalten. — HAGEDOORN entwickelt neuerdings seine oben mitgeteilte Vermutung, daß CASTLES „barring factor“ in Wirklichkeit aus zwei Faktoren bestehe, und daß bei dieser Annahme jener scheinbare Widerspruch seine Lösung finde, daß sich Gelb gegenüber Braun und Schwarz in dem einen Falle dominant und in einem anderen rezessiv verhalte.

Wir haben das Referat über die HAGEDOORNSchen Arbeiten vom Jahre 1909 unverändert aufgenommen, obschon inzwischen (1911) von ihm eine Arbeit erschienen ist, welche alle seine Mäuseversuche zusammenfassend behandelt, und über die weiter unten eingehend berichtet wird. Es muß aber hier schon ausdrücklich hervorgehoben werden, daß HAGEDOORN sich jetzt vollkommen davon überzeugt hat, daß seine gelben Mäuse etwas ganz anderes sind, als die von CÜENOT, CASTLE and LITTLE, Miß DURHAM u. a. studierten Xx -gelben Mäuse, bei denen das Gelb über die anderen Farbgene epistatisch ist und stets heterozygotisch vorkommt. Auch PLATE, über dessen Untersuchungen im Zusammenhang referiert werden soll, hat eingesehen, daß seine gelben Mäuse mit den epistatisch-gelben (den Xx -gelben) Formen nichts zu tun haben.

Ein unerklärlicher Fall. Miß **Durham** (1908, S. 51) kreuzte ein schwarzes Weibchen, das sie aus der Kreuzung einer homozygotischen blauen mit einer reinrassigen schwarzen Maus erhalten hatte, sukzessive mit 5 verschiedenen Albinos. Vier dieser Kreuzungen ergaben, wie erwartet, lauter schwarze Junge, im ganzen 21. Die 5. Kreuzung hingegen, mit einem Albino-Abkömmling der dominantmerkmaligen Scheckrasse, ergab 3 Albinos, 4 braune und ein braun und weiß geschecktes Junges.

Dieser nämliche Albinovater, gekreuzt mit zwei anderen, reinrassigen, schwarzen Weibchen, zeugte nun aber 6 schwarze und, gepaart mit einem homozygotischen braunen Weibchen, 6 braune Junge, wie normalerweise zu erwarten war.

Der obige Fall der gemischten Nachkommenschaft ist also in der Tat ein mit den MENDELSchen Regeln „unconformable case“.

Morgan (1911) widmet einen Abschnitt der Frage, ob das schwarze und das braune Haarpigment verschiedene Pigmente sind oder nur verschiedene Stadien in der Ausbildung eines und desselben Pigmentes. Wir müssen uns mit diesem Hinweis begnügen und wollen nur noch hinzufügen, daß in dem letzteren Falle angesichts der bekannten Vererbungserscheinungen die Sache so dargestellt werden müßte, daß der Faktor für Braun derart beschaffen ist, daß seine Wirkung beim braunen Stadium aufhört, während der schwarze Faktor noch darüber hinaus die Umwandlung in schwarzes Pigment verursacht.

V. Die hypostatische (rezessive) Scheckigkeit, Fleckzeichnung, oder partieller Albinismus (Panachure, Piebold Condition). Cuénot, Allen, Miß Durham.

Die Scheckigkeit (Taf. IV, Fig. 2, 9, 12, 16, 19, 21) ist in ihren Erbliehkeitsverhältnissen zuerst von Cuénot (1904, 3 II), dann von Allen (1904) und Miß Durham (1908) untersucht worden. Sie ist nicht, wie man zuerst vielleicht erwarten konnte, das Produkt einer Hybridation, sondern beruht auf einem selbständigen, kombinierbaren Gen und ist durch das Auftreten kleinerer oder größerer weißer Flecken oder Zonen auf dem farbigen Haarkleid charakterisiert. Fleckzeichnung kann bei jeder Farbenvarietät auftreten. Sie ist außerordentlich variabel. Bei Cuénot finden sich darüber einläßliche Angaben. Die Entpigmentierung beginnt, das ist das eine übergeordnete Extrem, mit dem Auftreten von Weiß am Schwanz, an den Zehen und auf der Bauchseite. Das andere Extrem wird nach Allen und Miß Durham durch die schwarzäugigen, weißen Mäuse gebildet, bei denen nur in den Augen noch ein Rest von Pigment vorkommt. Bei Inzucht ergeben nämlich die schwarzäugigen Weißen in der Nachkommenschaft alle Grade von Scheckigkeit, von Individuen mit ausgedehnten Pigmentflächen bis zu schwarzäugigen Weißen.

Dreifarbige Schecke sind bei der Hausmaus unbekannt.

Die Kreuzungsversuche haben als Regel ergeben, daß die Fleckzeichnung gegenüber der Einfarbigkeit rezessiv ist. Kreuze ich einen Grauscheck mit einer einfarbig schwarzen Maus, so erhalte ich in der F_1 -Generation uniform einfarbig graue Mäuse. Wir erinnern uns dabei, daß Grau über Schwarz dominiert. Bezeichnen wir das dominante Gen für Einfarbigkeit mit Ho (Homochromogen), so erhält das antagonistische Gen für Fleckzeichnung das Symbol ho . Die Formeln, auf den erwähnten Versuch angewendet, lauten:

$$\begin{array}{lcl} P_1 & CC My My MM hoho & \times CC my my MM HoHo \\ & \text{Grauscheck} & \text{schwarz einfarbig} \\ F_1 & CC My my MM Ho ho & \\ & \text{grau einfarbig, da } My > M \text{ und } Ho > ho. & \end{array}$$

Miß Durhams Resultate (1908, S. 49) von sehr zahlreichen Kreuzungen von einfarbigen Mäusen mit Schecken, die wir hier vorwegnehmen, sind folgende.

In der F_1 -Generation lauter einfarbige.

In der F_2 -Generation 330 einfarbige, 124 Schecke

Theoretisch berechnete Zahlen (3 : 1): 340,5 „ 113,5 „

Schon Cuénot wußte, daß das Gen für Scheckigkeit ebensogut bei einem Albino latent vorkommen kann, wie irgendein Farbengen und Miß Durham (1908) bestätigte dies, wie aus folgenden Versuchen ersichtlich ist.

$$\begin{array}{lcl} P_1 & C ho & \times c Ho \\ & \text{Schecke} & \text{Albinos (mit latenter Einfarbigkeit)} \\ F_1 & C c Ho ho & \\ & \text{lauter einfarbige Mäuse} & \\ \text{Gameten} & C Ho, C ho, c Ho, c ho & \end{array}$$

F_2 . Dihybridismus. 16 Kombinationen.
 CHo Cho cHo cho

CHo	$CHo CHo$ einfarbig 1	$CHo Cho$ einfarbig 2	$CHo cHo$ einfarbig 3	$CHo cho$ einfarbig 4
Cho	$Cho CHo$ einfarbig 5	$Cho Cho$ Scheck 1	$Cho cHo$ einfarbig 6	$Cho cho$ Scheck 2
cHo	$cHo CHo$ einfarbig 7	$cHo Cho$ einfarbig 8	$cHo cHo$ Albino 1	$cHo cho$ Albino 2
cho	$cho CHo$ einfarbig 9	$cho Cho$ Scheck 3	$cho cHo$ Albino 3	$cho cho$ Albino 4

Also 9 Einfarbige : 4 Albinos : 3 Schecke.
 Experimentelle Resultate 259 „ 125 „ 90 „
 Theoretisch erwartet 266,625 „ 118,5 „ 88,875 „

Weitere Gruppe von Experimenten von Miß DURHAM.

P_1 cho \times CHo
 Albinos (mit latentem Scheckigkeitsgen) Einfarbige
 F_1 $CcHo ho$
 lauter einfarbige Mäuse

Gameten wie oben.

MENDELSche Proportionen bei Dihybriden, wie oben:

9 Einfarbige : 4 Albinos : 3 Schecke.
 Tatsächliche Zuchtergebnisse 163 „ 69 „ 53 „
 Theoretische Voraussage 160,31 „ 53,44 „ 71,25 „

CUÉNOT (1904) hat verschiedengradige Schecke untereinander gekreuzt und gefunden, daß stärkere Ausdehnung der Färbung (also weniger zahlreiche und weniger große weiße Flecke) über geringere dominiert, wie zu erwarten war. Immerhin ist die Variabilität eine große. Bei der Kreuzung eines Schecken mit extrem reduziertem Pigment mit einem Scheck, bei dem Weiß nur am Schwanz vorkam, also mit Bezug auf das farbige Pigment Kreuzung eines Plusextrems mit einem Minusextrem, dominierte das Minusextrem in F_1 , immerhin so, daß die Jungen dem dominantmerkmalligen Elter nicht völlig glichen, sondern etwas stärker oder etwas weniger stark panachiert waren. Die F_2 -Generation spaltete in Formen, die um die beiden großelterlichen Typen oszillierten.

CUÉNOT machte interessante Selektionsversuche mit Schecken, welche zeigten, daß Selektion wirksam ist. Er begann seine selektiven Kulturen mit zwei Mäusen, von denen die eine einen zur Hälfte weißen Schwanz, die andere einen partiell weißen Schwanz und einen kleinen weißen Fleck am Bauche hatte und konstatierte bei fortgesetzter Auswahl der stärker panachierten eine ziemlich regelmäßige Vergrößerung der weißen Partien in den aufeinander folgenden Generationen. In wenig mehr als $2\frac{1}{2}$ Jahren erhielt er sehr stark panachierte Mäuse. Diese Erscheinungen sucht CUÉNOT folgendermaßen zu erklären. Man kann die

Grade der Panachierung vom Pigmentextrem zum Weißextrem willkürlich durch Zahlen ausdrücken, z. B. von 10—1. 10 grenzt an *Ho* und 1 grenzt an *c* (Albinismus). Die höheren Zahlen dominieren über die niedrigen. CUÉNOT nimmt nun an, daß die Gameten der Schecke verschiedene Grade der Scheckigkeit enthalten. Zeigt ein Scheck den Panachierungsgrad 4, so gibt er Gameten ab mit den Graden 2, 3, 4, 5, 6, 7, daher die Variabilität bei den Jungen. — Bei dem Selektionsversuche waren die Ausgangsformen dominantmerkmalige Heterozygoten, und die Selektion hat fortwährend die höheren dominanten Grade eliminiert.

CUÉNOT nähert sich hier dem JOHANNSENSCHEN Ideenkreis, und ich glaube in der Tat, daß die Erblichkeitsverhältnisse der panachierten Mäuse auf die Existenz zahlreicher „reiner Linien“ hinweisen mit beträchtlicher, vermutlich stark transgressiver Modifikabilität. Der Hauptsache nach handelt es sich vielleicht um Polymerie.

CUÉNOT glaubt, daß die Details der Fleckzeichnung im Keimplasma nicht repräsentiert sind, d. h. keine genotypische Grundlage haben, da die Zeichnung der Kinder nie mit der der Eltern genau übereinstimmt. Kreuzt man Mäuse mit ganz weißer Schnauze, so gibt es Junge mit ganz weißer Schnauze, solche mit halbweißer Schnauze (mit dem Weiß bald links, bald rechts) und andere mit ganz pigmentierter Schnauze. Ob es CUÉNOT nur nicht gelungen ist, aus dem phänotypischen, kompliziert heterozygotischen Material die reinen Biotypen zu isolieren?

Glover M. Allen (1904, vorl. Mitteilung Castle and Allen 1903) kam bei seinen unter der Leitung von **Castle** angestellten Zuchtversuchen mit Schecken der *Hausmaus* (partiellen Albinos) zu folgenden Resultaten.

Ähnlich wie beim Meerschweinchen (nach CASTLE) zeigen auch bei der Maus die Farbenmale eine „Tendenz“ an ganz bestimmten Stellen des Körpers aufzutreten (siehe oben CUÉNOT) und sich von diesen Stellen als Zentren auszubreiten. Man kann jederseits 5 solche Zentren erkennen. Es sind dies folgende (Fig. 117 und 119, 1 bis 5).

1. Ein Genalzentrum 1 (gena, lat., die Wange) im Bezirk von Auge, Ohr und Wange.
2. Ein Nuchalzentrum 2 (nucha, arab., Rückenmark, übertragen der Nacken).
3. Ein Scapulazentrum 3 (scapula, lat., Schulterblatt) auf der Schulter und dem Vorderbein.
4. Ein Pleuralzentrum 4 (von pleura, griech., Seite) an den Lenden.
5. Ein Sacralzentrum 5 (sacrum, os sacrum, lat., Kreuzbein) auf dem Hinterrücken, dem Hinterbein und Schwanz.

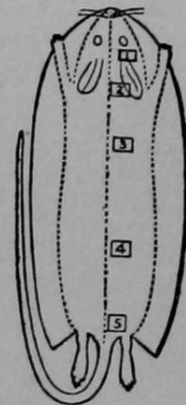


Fig. 117.

Schematische Darstellung der Zentren, von denen die weiße Fleckzeichnung (partieller Albinismus) bei den Farbensippen der Hausmaus ausgeht. 1 Genalzentrum, 2 Nuchalzentrum, 3 Scapulazentrum, 4 Pleuralzentrum, 5 Sacralzentrum. Nach GLOVER M. ALLEN, 1904, S. 112.

Genalzentrum und Nuchalzentrum sind meist vereinigt. Fig. 118 zeigt eine Maus, bei der das Pigment über den ganzen Körper mit Ausnahme des Bauches ausgebreitet ist und nur kleine weiße Lücken in der Mittellinie des Rückens die Grenzen der Ausbreitungsgebiete von Zentren aus andeuten. Außerdem sind die Vorderfüße, die Hinterfüße und der Schwanz weiß. Die Figuren 119 und 120 zeigen verschiedene, geringere Grade der Ausdehnung der Pigmentmale. Bei dem durch die Fig. 119 dargestellten Tiere ist die Zeichnung asymmetrisch, weil der linke Pleurfleck ganz fehlt. Es können schließlich fast alle Farbmale verschwinden, und man kann sich vorstellen, daß rein weiße Mäuse entstehen, die sich von totalen Albinos nur durch die schwarzen Augen unterscheiden.

Man kann die Schecke, diese partiellen Albinos, als Mosaikformen betrachten, bei denen zwei Merkmale, die, wenn sie getrennt sind, sich zueinander

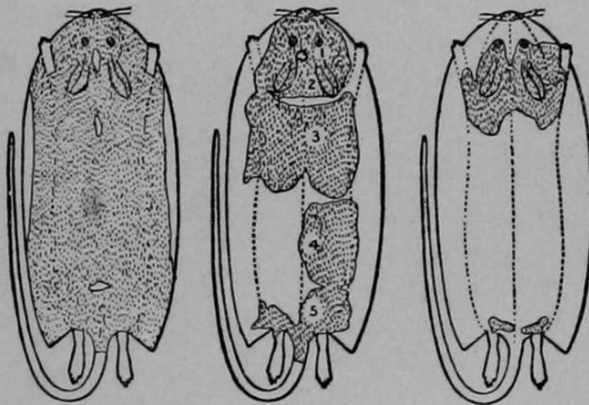


Fig. 118.

Fig. 119.

Fig. 120.

Systematisch deskriptive Stadien der Ausbreitung der weißen (albinotischen) Haarfarbe von den Zentren 1, 2, 3, 4 u. 5 aus bei weißgescheckten Hausmäusen. Nach G. M. ALLEN, 1904, S. 112 u. 113.

als dominantes (Farbe) und rezessives (Albinismus) Merkmal, D und R , verhalten, fest verbunden nebeneinander vorkommen. Denn auch ALLEN hat, wie schon andere vor ihm, konstatiert, daß die „reinen“ partiellen Albinos, die Schecke, rein weiter zeugen. Es erfolgt keine Spaltung bei der Bildung der Gameten. Es gibt nun auch heterozygotische Schecke, welche den rezessiven Charakter des Albinismus führen. Den „reinen“ Schecken gibt ALLEN die Formel DR und den Heterozygoten die Formel $DR \cdot R$. Bei Kreuzung dieser Heterozygoten entstehen, da mit Bezug auf DR

und R reine Gameten gebildet werden, die 3 Typen $DR + 2 DR(R) + R$. (Der Leser sieht schon, daß die Bezeichnung der Schecke als Mosaikformen, bei denen das dominante Merkmal mit dem rezessiven Merkmal fest verbunden gleichzeitig nebeneinander in die Erscheinung tritt und die Bezeichnung der Schecke mit DR nicht nur nichts erklärt oder vereinfacht, sondern Verwirrung erzeugt. Wenn die Scheckung ein erbeinheitliches, selbständiges Merkmal ist, so muß sie auch als solches dargestellt werden.)

ALLEN machte auch die Erfahrung, daß, wenn man einen Scheck mit einem Albino kreuzt, der nicht von gescheckten Eltern abstammt, die Nachkommenschaft häufig einfarbig gefärbt ausfällt. Wenn aber ein Albino, dessen beide Eltern gescheckt waren, mit einem Scheck gekreuzt wird, so entsteht wahrscheinlich nur gescheckte Nachkommenschaft. (Diese beiden Punkte haben inzwischen, mit Einschränkungen, ihre Erklärung gefunden.)

Vollkommen einfarbige Pigmentierung pflegt über partielle Pigmentierung zu dominieren, wenn auch die Dominanz

nicht immer vollkommen ist. Im allgemeinen ist das Resultat der Kreuzung eines reingezüchteten Schecks mit einem homozygotisch einfarbig pigmentierten Individuum derart, daß die Ausdehnung der weißen Teile des Haarkleides bei den F_1 -Heterozygoten stark reduziert erscheint oder daß die Einfarbigkeit vollkommen dominiert. Scheckzeichnung ist rezessiv zu Einfarbigkeit.

Morgan (1911) unterzog das Verhalten der gescheckten (gefleckten) Tanzmäuse gegenüber den einfarbigen Laufmäusen einer Nachprüfung. Auch er konstatierte die Schwierigkeit, eine zahlreiche Nachkommenschaft zu erhalten. Er bestätigte ferner, daß in der F_1 -Generation aus gescheckter Tanzmaus und einfarbiger Laufmaus alle Individuen uniform einfarbig sind, und daß bei Weiterzucht die gescheckten wieder, in Minorität, auftreten. Was das Zahlenverhältnis in der F_2 -Generation anbetrifft, so stieß die Feststellung auf folgende Schwierigkeiten. Während in dem Stamm gescheckter Tanzmäuse, welchem die P_1 -Tiere angehörten, die Scheckzeichnung zwar keineswegs fixiert, aber doch nur innerhalb gewisser Grenzen variabel ist, ist die Variabilität bei den F_2 -Schecken eine außerordentlich große. Sie erstreckt sich von der typischen P_1 -Form zu fast ganz einfarbigen Varianten mit nur wenigen weißen Haaren auf dem Bauche oder an der Schwanzspitze. Wollte man nur die typischen Schecke zählen, so würden sie viel weniger als den vierten Teil der F_2 -Generation bilden. Offenbar findet eine Kreuzungsinfektion („contamination by the cross“) statt. Bei der Kreuzung von schwarz gefleckten Walzern mit einfarbig braunen („chocolate“) Mäusen erhielt MORGAN gelegentlich junge Mäuse, die fast grau aussahen. Auf dem „grauen“ Pelz traten dann später schwarze Flecken auf und schließlich wurden auch sie einfarbig schwarz. Eine genauere Untersuchung der „grauen“ Haare zeigte jedoch, daß sie sich von den echten dreifarbig grauen Haaren durch das Fehlen der gelben Querbinde unterschieden. Sie waren braun an der Spitze und schwarz an der Basis.

Figurenerklärung zu Tafel IV.

A. D. DARBISHIRES (1911) Darstellung von drei Nachkommengenerationen aus der Kreuzung einer albinotischen Laufmaus (1) mit einer gelbgrau gescheckten, japanischen Tanzmaus (2).

Man lese zuerst die Erklärungen auf der Tafel selbst.

In den Erbformeln sind die Symbole MM , $Ph Ph$, PP , xx überall weggelassen, da sie überall homozygotisch vorkommen.

P_1 - Generation.

1. Albinotische, einfarbige, rotäugige (kryptomer schwarzäugige) Laufmaus.

Erbformel: $cc my my Mo Mo Ho Ho OO$.

2. Gelbgraue, gescheckte, rotäugige japanische Tanzmaus.

$CC My My mo mo ho ho oo$.

F_1 - Generation.

3. Wildgraue, einfarbige, schwarzäugige Laufmaus.

$Cc My my Mo mo Ho ho Oo$.

*F*₂ - Generation.

cc - Gruppe.

4. Albinotische Tanzmaus.

Erbformel kann beispielsweise sein: *cc my my Mo Mo Ho ho oo*.

5. Albinotische Laufmaus.

Erbformel kann beispielsweise sein: *cc My my Mo mo ho ho OO*.

C Mo - Gruppe.

6. Wildgrau-scheckige, schwarzäugige Tanzmaus.

Erbformel beispielsweise: *C c My my Mo mo ho ho oo*.

7. Einfarbig wildgraue, schwarzäugige Laufmaus.

Erbformel beispielsweise: *C C My my Mo Mo Ho ho Oo*.

8. Einfarbig schwarze, schwarzäugige Laufmaus.

Erbformel beispielsweise: *C C my my Mo mo Ho Ho OO*.

9. Wildgrau-scheckige, schwarzäugige Laufmaus.

Erbformel beispielsweise: *C c My My Mo mo ho ho Oo*.

C mo mo - Gruppe.

10. Gelbgraue, einfarbige, rotäugige Tanzmaus.

Erbformel beispielsweise: *C C My my mo mo Ho ho oo*.

11. Gelbgraue, einfarbige, rotäugige Laufmaus.

Erbformel beispielsweise: *C c My my mo mo Ho ho Oo*.

12. Gelbgrau-scheckige, rotäugige Laufmaus.

Erbformel beispielsweise: *C c My My mo mo ho ho OO*.

13. Lila-scheckige (weißes Gesicht!), rotäugige Laufmaus.

Erbformel beispielsweise: *C C my my mo mo ho ho OO*.

*F*₃ - Generation.

- | | | |
|---------------------------|--|---------------------------------|
| 14. Wie 1 oder 5. | Erbformel kann beispielsweise auch sein: | <i>c c My My mo mo ho ho Oo</i> |
| 15. Wie 1 oder 5 oder 14. | „ „ „ „ „ | <i>c c My my mo mo Ho ho OO</i> |
| 16. Wie 9. | „ „ „ „ „ | <i>C C My my Mo Mo ho ho Oo</i> |
| 17. Wie 3 oder 7. | „ „ „ „ „ | <i>C c My My Mo Mo Ho Ho OO</i> |
| 18. Wie 11. | „ „ „ „ „ | <i>C c My my mo mo Ho Ho OO</i> |
| 19. Wie 12. | „ „ „ „ „ | <i>C C My my mo mo ho ho Oo</i> |
| 20. Wie 11 oder 18. | „ „ „ „ „ | <i>C C My My mo mo Ho ho OO</i> |
| 21. Wie 12 oder 19. | „ „ „ „ „ | <i>C c My my mo mo ho ho OO</i> |

VI. Vererbungsversuche über die rotäugigen (*mo*)-Farbensippen von Mäusen. Darbshire, Cuénot, Castle and Little, Miß Durham.

Wir wollen vorausschicken, daß „absolut“ rote, d. h. ganz pigmentlose Augen bei farbigen Mäusen nach den neueren Untersuchungen (1908) von Miß Durham nicht vorkommen. Pigment ist, wenn auch äußerst verdünnt resp. zerstreut, in Iris und Chorioidea immer vorhanden. Miß DURHAM unterscheidet auch Rubin-
augen: dunkle Augen mit rotem Schimmer, die sie gelegentlich bei gewissen Schecken beobachtet hat.

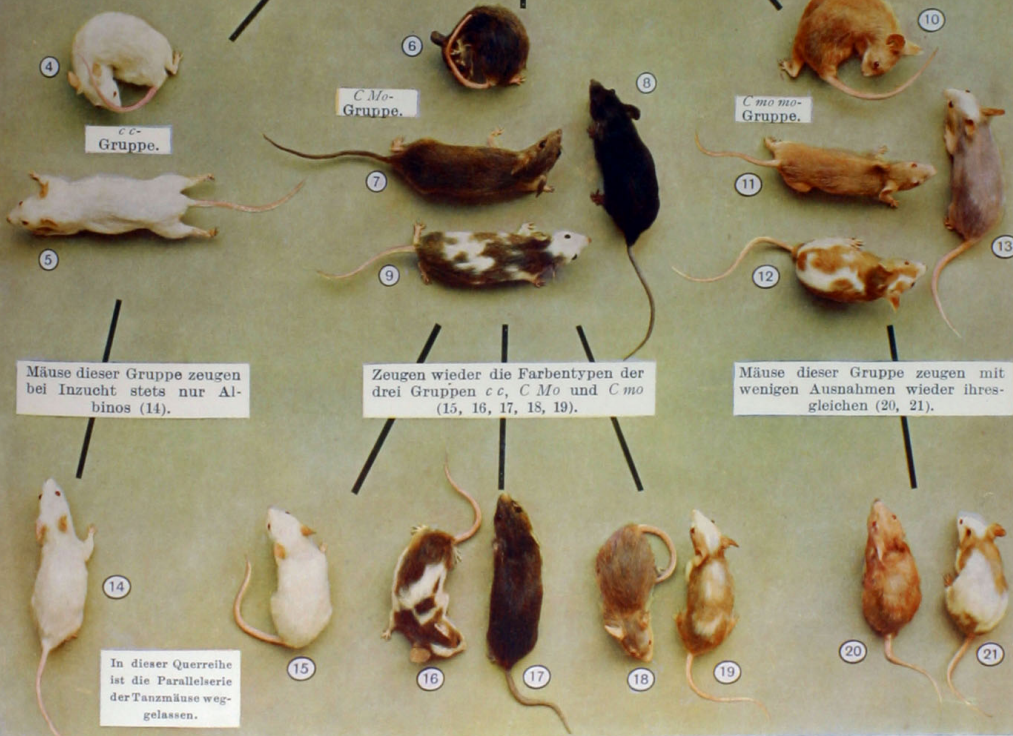
Im Jahre 1905 berichtete Darbshire über ausgedehnte Zuchtversuche mit solchen „Wundermäusen“ (Taf. IV. Alle *mo mo*-Formen). Er konstatierte u. a. die paradoxe Erscheinung, daß er bei einer Kreuzung einer braungelben rotäugigen Maus mit einem selbstverständlich rotäugigen Albino ausschließlich schwarzäugige

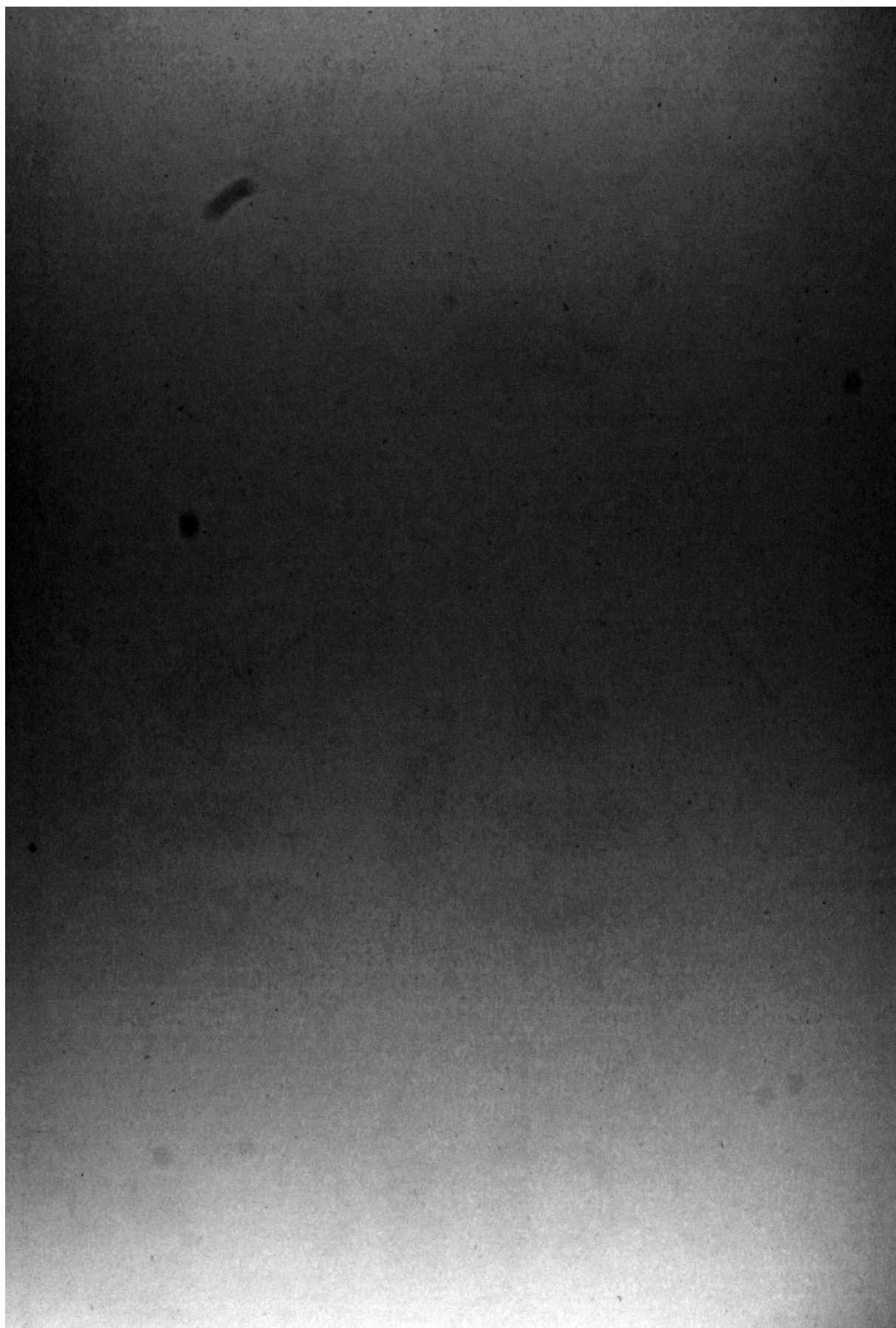
P_1 . Gewöhnliche weiße Maus (1).
Pigmentlose Laufmaus mit roten Augen.
Differentialformel z. B.
 $cc\ my\ my\ Mo\ Mo\ Ho\ Ho\ O\ O$.

P_1 . Japanische Tanzmaus (2).
Gelb-grau und weiß-gescheckt.
Rote Augen. Differentialformel z. B.
 $CC\ My\ My\ mo\ mo\ ho\ ho\ O\ O$.

F_1 -Generation.
Uniform wildgrau, einfarbig, schwarz-
äugig, normallaufend (3).
Formel: $Cc\ Mymy\ Momo\ Hoho\ Oo$.

Durch Kreuzung der heterozygotischen, uniformen F_1 -Mäuse (3) untereinander entstehen in der F_2 -Generation zahlreiche verschiedene Phänotypen, von denen nachstehend mehrere (4—13) abgebildet sind. Sie gehören zu drei Gruppen.
A. Die cc -Gruppe besteht aus albinotischen Lauf- und Tanzmäusen (4, 5). B. Die $C Mo$ -Gruppe besteht aus dunkelfarbigem, schwarzäugigen Lauf- und Tanzmäusen (6, 7, 8, 9). C. Die $C mo mo$ -Gruppe enthält blaßfarbige, rotäugige Lauf- und Tanzmäuse (10, 11, 12, 13).





F_1 -Junge mit vorwiegend grauem Pelz bekam. Die F_2 -Generation spaltete (bei 555 Exemplaren) in 24,7% Albinos, 24,1% farbige (braungelbe, lilas) mit roten Augen und 51,2% farbige Mäuse (graue, schwarze, gelbe usw.) mit dunklen Augen.

Zu einer befriedigenden Erklärung dieser merkwürdigen Erscheinungen im MENDELSchen Sinne konnte indes DARBISHIRE nicht gelangen, da er nicht wußte, daß der Albinismus exquisit phänotypisch ist, daß die Albinos verschiedene Färbungs- und Zeichnungsgene kryptomer enthalten können.

Cuénot setzte die Untersuchungen mit Erfolg fort (1907).

Alle seine Experimente gingen von einem einzigen Mäusepaar aus:

a) einem braungelben, rotäugigen Männchen aus England, unbekannter Herkunft,

b) einem Albino-Weibchen mit schwarzen Tieren in der Aszendenz.

Differentialformel cM .

Er erhielt sechs F_1 -Junge, alle in der Augenfarbe und in der Färbung und Zeichnung des Haarpelzes uniform, nämlich alle mit schwarzen Augen, grauem Pelz, doch weißem, rötlich umsäumtem Bauch, also ganz mit der „Livree“ der wilden Waldmaus *Mus sylvaticus*, die von manchen als der Stammform der Hausmaus sehr nahestehend betrachtet wird.

Wir hätten also hier einen eklatanten Fall von Kreuzungsatavismus vor uns.

In der F_2 -Generation erhielt CUÉNOT 92 Junge, nämlich 21 Albinos, 25 farbige Mäuse mit roten Augen (22 braungelbe und 3 lila oder perlgraue) und 46 farbige mit schwarzen Augen (36 mit dem Waldmauskleid und 10 einfarbig schwarze).

Äußerst delikate Gesundheit der braungelben und der perlgrauen, die frühzeitig sterben oder nur sehr wenig fruchtbar sind, machten es schwer, zu einer befriedigenden Interpretation zu gelangen, die jedoch nach CUÉNOT unter der Voraussetzung erreicht ist, daß die unbekannte Differentialformel für das braungelbe, rotäugige P_1 -Männchen CMy^1mo (nach CUÉNOTS Schreibweise CG^1E) und diejenige für das albinotische P_1 -Weibchen $cMMo$ (nach CUÉNOTS Schreibweise ANM) ist. Wir ersetzen hier überall zur Bequemlichkeit des Lesers die CUÉNOTschen Symbole durch die unsrigen.

Nach CUÉNOT wäre mo (sein E) ein Gen, das eine starke Konzentration des Pigments verhindert, also eine Aufhellung hervorruft. Im vorliegenden Falle macht es My^1 zu Braungelb („fauve“) und es hat namentlich die Eigenschaft, das Pigment in den Augen so zu reduzieren, daß sie rot aussehen. My^1 (nach CUÉNOT G^1) ist nach CUÉNOT ein in dem Sinne modifiziertes My (G nach CUÉNOT), daß es ein graues Haarkleid mit weißem Bauch bedingt.

M (nach CUÉNOT N , noir) ist das Melanogen des Haarpelzes in Gegenwart von C und Mo ; Mo (nach CUÉNOT M) ist das Spezialgen für Dunkeläugigkeit in Gegenwart von C .

Wir hätten also einen Fall von Trihybridismus vor uns, den wir nun mit Hilfe der Symbole entwickeln wollen. (Die nachstehende Entwicklung und die Tabelle der F_2 -Kombinationen finden sich nicht bei CUÉNOT).

Tabelle der F_2 -Kombinationen.

Gameten	$C My^1 mo$	$C M mo$	$C My^1 Mo$	$C M Mo$	$c My^1 mo$	$c M mo$	$c My^1 Mo$	$c M Mo$
$C My^1 mo$	$C My^1 mo C My^1 mo$ braungelb rotäugig 1	$C My^1 mo C M mo$ braungelb rotäugig 2	$C My^1 mo C My^1 Mo$ grau, weißb. schwarzäugig 1	$C My^1 mo C M Mo$ grau, weißb. schwarzäugig 2	$C My^1 mo c My^1 mo$ braungelb rotäugig 3	$C My^1 mo c M mo$ braungelb rotäugig 4	$C My^1 mo c My^1 Mo$ grau, weißb. schwarzäugig 3	$C My^1 mo c M Mo$ grau, weißb. schwarzäugig 4
$C M mo$	$C M mo C My^1 mo$ braungelb rotäugig 5	$C M mo C M mo$ rotäugig 1	$C M mo C My^1 Mo$ grau, weißb. schwarzäugig 5	$C M mo C M Mo$ schwarz schwarzäugig 1	$C M mo c My^1 mo$ braungelb rotäugig 6	$C M mo c M mo$ rotäugig 2	$C M mo c My^1 Mo$ grau, weißb. schwarzäugig 6	$C M mo c M Mo$ schwarz schwarzäugig 2
$C My^1 Mo$	$C My^1 Mo C My^1 mo$ grau, weißb. schwarzäugig 7	$C My^1 Mo C M mo$ grau, weißb. schwarzäugig 8	$C My^1 Mo C My^1 Mo$ grau, weißb. schwarzäugig 9	$C My^1 Mo C M Mo$ grau, weißb. schwarzäugig 10	$C My^1 Mo c My^1 mo$ grau, weißb. schwarzäugig 11	$C My^1 Mo c M mo$ grau, weißb. schwarzäugig 12	$C My^1 Mo c My^1 Mo$ grau, weißb. schwarzäugig 13	$C My^1 Mo c M Mo$ grau, weißb. schwarzäugig 14
$C M Mo$	$C M Mo C My^1 mo$ grau, weißb. schwarzäugig 15	$C M Mo C M mo$ schwarz schwarzäugig 3	$C M Mo C My^1 Mo$ grau, weißb. schwarzäugig 16	$C M Mo C M Mo$ schwarz schwarzäugig 4	$C M Mo c My^1 mo$ grau, weißb. schwarzäugig 17	$C M Mo c M mo$ schwarz schwarzäugig 5	$C M Mo c My^1 Mo$ grau, weißb. schwarzäugig 18	$C M Mo c M Mo$ schwarz schwarzäugig 6
$c My^1 mo$	$c My^1 mo C My^1 mo$ braungelb rotäugig 7	$c My^1 mo C M mo$ braungelb rotäugig 8	$c My^1 mo C My^1 Mo$ grau, weißb. dunkeläugig 19	$c My^1 mo C M Mo$ grau, weißb. schwarzäugig 20	$c My^1 mo c My^1 mo$ Albino 1	$c My^1 mo c M mo$ Albino 2	$c My^1 mo c My^1 Mo$ Albino 3	$c My^1 mo c M Mo$ Albino 4
$c M mo$	$c M mo C My^1 mo$ braungelb rotäugig 9	$c M mo C M mo$ rotäugig 3	$c M mo C My^1 Mo$ grau, weißb. schwarzäugig 21	$c M mo C M Mo$ schwarz schwarzäugig 7	$c M mo c My^1 mo$ Albino 5	$c M mo c M mo$ Albino 6	$c M mo c My^1 Mo$ Albino 7	$c M mo c M Mo$ Albino 8
$c My^1 Mo$	$c My^1 Mo C My^1 mo$ grau, weißb. schwarzäugig 22	$c My^1 Mo C M mo$ grau, weißb. schwarzäugig 23	$c My^1 Mo C My^1 Mo$ grau, weißb. schwarzäugig 24	$c My^1 Mo C M Mo$ grau, weißb. schwarzäugig 25	$c My^1 Mo c My^1 mo$ Albino 9	$c My^1 Mo c M mo$ Albino 10	$c My^1 Mo c My^1 Mo$ Albino 11	$c My^1 Mo c M Mo$ Albino 12
$c M Mo$	$c M Mo C My^1 mo$ grau, weißb. schwarzäugig 26	$c M Mo C M mo$ schwarz schwarzäugig 8	$c M Mo C My^1 Mo$ grau, weißb. schwarzäugig 27	$c M Mo C M Mo$ schwarz schwarzäugig 9	$c M Mo c My^1 mo$ Albino 13	$c M Mo c M mo$ Albino 14	$c M Mo c My^1 Mo$ Albino 15	$c M Mo c M Mo$ Albino 16

Die antagonistischen Paare sind nach CUÉNOT $C > c; My > M; Mo > mo$.

P_1 -Generation: ♂ $C My^1 mo$ × ♀ $c M Mo$
 braungelb, rotäugig Albino¹⁾

F_1 -Generation: $C c My^1 M Mo mo$

Rücken grau, Bauch weiß, rötlich umsäumt, Augen dunkel.

Gameten: $C My^1 mo, C M mo, C My^1 Mo, C M Mo, c My^1 mo, c M mo, c My^1 Mo, c M Mo$.
 (Fortsetzung S. 522.)

Auf 64 F_2 -Individuen kommen also 16 Albinos, 9 braungelbe, rotäugige, 3 $C M$ rotäugige, 16 Albinos, 9 braungelbe, rotäugige, 3 $C M$ rotäugige, 27 graue, weißbauchige, 9 schwarze
 16 Albinos 12 pigmentierte, rotäugige 36 pigmentierte, schwarzäugige
 28 rotäugige.

Berechnen wir diese Verhältniszahlen für die Gesamtsumme der effektiv gezüchteten Zahl (92) von Individuen der F_2 -Generation, so erhalten wir:

	Albinos	braungelbe rotäugige	$C M$ rotäugige	graue weiß- bauchige schwarzäugige	schwarze schwarzäugige
Theoretische Erwartung . .	23	13	4	39	13
Tatsächlich kamen vor . .	21	22	3	36	10
			perlgraue, rotäugige		

Also etwas zu viel braungelbe, rotäugige. Es stellt sich zugleich heraus, daß die theoretisch erhaltene Kombination $C M mo$, welche durch 4 Individuen repräsentiert sein sollte, offenbar den beim Experiment erhaltenen 3 perlgrauen („lila“) und rotäugigen Individuen entspricht, was so zu deuten ist, daß das Pigmentverdünnungsgen mo nicht nur die Augen rot macht, sondern die schwarze Haarfarbe zur perlgrauen umwandelt (Taf. IV, Fig. 13, lila).

CUÉNOT unterließ nicht, einige Proben auf das Exempel zu machen.

Die Kreuzung von $C My^1 mo$ × $C M mo$
 braungelb rotäugig homozygotisch perlgrau (lila), rotäugig
 ergab, wie nach der theoretischen Erwartung

uniform braungelbe und rotäugige F_1 -Hybride $C C My^1 M mo mo$.

Die Kreuzung $C M mo$ × $C M mo$
 perlgrau rotäugig perlgrau rotäugig
 ergab, wie nach der theoretischen Voraussicht, immer perlgraue, rotäugige Nachkommen.

Die P_1 -Kreuzung $C M Mo$ × $C M mo$
 schwarz, schwarzäugig perlgrau rotäugig
 ergab in F_1 , wie nach der Voraussicht, uniform schwarze, schwarzäugige
 $C C M M Mo mo$
 und in F_2 3 schwarze, schwarzäugige auf 1 perlgraues, rotäugiges Exemplar.

W. E. Castle und C. C. Little berichten 1909 über neue Untersuchungen über die Erbliehkeitsverhältnisse der rotäugigen, gefärbthaarigen Mäuse. Sie bestätigen zunächst die Feststellung von Miß DURHAM, daß das

¹⁾ Auch die Mo -Albinos sind selbstverständlich rotäugig.

schwarze oder braune Pigment in den roten Augen dieser Farbenrassen nicht fehlt, sondern nur sehr wenig entwickelt ist. Dann konstatieren sie (siehe die neuen Arbeiten von PLATE und Miß DURHAM), daß die blasse Färbung der Rotaugen nicht von dem nämlichen Faktor bedingt wird, wie die blasse Färbung der dunkeläugigen Sippen. CASTLE und LITTLE halten die Abschwächung des Pigmentes bei der rotäugigen Serie für eine quantitative, diejenige bei der schwarzäugigen Serie für eine qualitative Modifikation. Sie nehmen demgemäß 4 Serien von Farbensippen bei den Mäusen an, zwei dunkeläugige und zwei rotäugige. Sowohl die dunkeläugigen als die rotäugigen kommen eben in zwei Ausgaben vor, mit intensiver und mit blasser Pigmentierung.

Kreuzt man eine rotäugig graue Maus der intensiven Ausgabe mit einer dunkeläugig braungelben Maus von der blassen Serie („pale cinnamon“), so fallen alle Jungen dunkeläugig und mit intensiver Haarfarbe aus, sie werden wildgrau (Farbe der wilden Hausmaus).

In der F_2 -Generation erhält man folgende 4 Phänotypen: 1. wildgrau (dunkeläugig, intensive Haarfarbe), 2. blaugraue (dunkeläugig, blasse Haarfarbe), 3. rotäugig graue, 4. rotäugig blaßgraue. Bei den letzteren Sippen ist die vorhandene Abschwächung der Färbung der für die Rotaugen charakteristischen quantitativen Reduktion des Pigmentes zuzuschreiben.

Alle 4 Serien von Farben können auch kryptomer (als Kryptotypen) bei dem albinotischen Phänotypus vorkommen. In der folgenden Tabelle, in welcher r sowohl die rote Augenfarbe als die quantitative Dürftigkeit der Pigmentbildung bezeichnet, sind die vier Serien von Farbenvarietäten zusammengestellt.

Tabelle von Farbensippen der Hausmaus.

Serie I	Serie II	Serie III	Serie IV
Dunkeläugig, intensivfarbig	Dunkeläugig, blaßfarbig	Rotäugig, intensivfarbig	Rotäugig, blaßfarbig
Wildgrau	Blaugrau	r Grau ¹⁾	r Blaßgrau
Schwarz	Blau	r Blau ²⁾	r Blaßblau
Zimtbraun	Braungelb (blaß zimtbraun)	r Zimtbraun	r Braungelb (blaß zimtbraun)
Schokoladebraun	Blaß schokoladebraun	r Lila	r Blaß-Lila
Gelb	Cremerfarben	r Gelb	r Creme
Albinos	Albinos	Albinos	Albinos

Zur weiteren Illustration der vorgetragenen Auffassung führen CASTLE und LITTLE folgenden mit Bezug auf die in Betracht kommenden Gene etwas komplizierten Kreuzungsversuch an.

¹⁾ Dieses r Grau sieht bei unbewaffnetem Auge ganz ähnlich wie das Blaßzimtbraun der schwarzäugigen Serie aus.

²⁾ Diese r blaue Sippe hat ein viel weniger tief gefärbtes Haarkleid als die dunkeläugige blaue Sippe, gibt aber bei Kreuzung mit creme, schwarze und graue Farbe, nicht blau und blaugrau.

Kreuzung eines dunkeläugigen, blaß zimtbraunen Mäuseweibchens (No. 682) mit einem rotäugigen, grauen Männchen (No. 691).

F_1 -Generation. Im ganzen 15 Junge, alle der Erwartung gemäß dunkeläugig und wildgrau.

F_2 -Generation. Im ganzen 15 Junge in mindestens 6 verschiedenen Farbenvarietäten. Theoretische Erwartung 8. Die Zahl 15 ist natürlich noch viel zu klein, wo es sich um das theoretische Zahlenverhältnis $27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1$ handelt. Ferner sind die rotäugig zimtbraune Sippe und die rotäugig graue wohl nur durch Kreuzungsanalyse sicher zu unterscheiden.

Übersicht der F_2 -Generation.

	Schwarzaugen				Rotaugen			
	wildgrau (intensiv)	blaugrau (blaß)	zimtbraun (intensiv)	blaß zimtbraun (blaß)	r grau (intensiv)	r blaßgrau (blaß)	r zimtbraun (intensiv)	r blaß zimtbraun (blaß)
Beobachtet	4	3	2	1	4?	1?	?	?
Berechnet	6,3	2,1	2,1	0,7	2,1	0,7	0,7	0,2

Nach CASTLE und LITTLE sind bis jetzt für die Farbenvarietäten der Mäuse 9 selbständig mendelnde Gene oder Faktoren nachgewiesen worden, die am Schlusse der Mitteilung aufgeführt werden. Dabei wird diesmal der Fehler vermieden, rezessive Faktoren mit großen Buchstaben zu bezeichnen. Wir fügen der Übersichtlichkeit halber unsere eigenen Symbole bei.

	LANG	CASTLE and LITTLE	
1.	C	C	Der allgemeine „Color factor“, Chromogen.
2.	p	d	Faktor für blasse Pigmentierung. „Dilution factor.“
3.	h	s	Faktor für Scheckzeichnung oder Panachierung. „Spotting with white.“
4.	mo	p	Faktor für Rotäugigkeit und quantitative Reduktion des Haarpigmentes.
5.	X	Y	Gen für Gelb.
6.	Ph	Br	Gen für Schokoladebraun.
7.	M	B	Gen für Schwarz.
8.	R	R	Faktor, welcher Schwarz und Braun auf die Augen lokalisiert, so daß am Haarkleid die gelbe Farbe zutage tritt.
9.	My	A	Das Gen für Sprenkelung. „Agouti factor.“

Fast in letzter Stunde, doch noch rechtzeitig genug für eine ausführliche Berichterstattung in diesem Werke, erhalten wir die 1908 in Aussicht gestellte,

neue Abhandlung von Miß **Durham (1911)** über weitere Vererbungsexperimente mit farbigen Mäuserassen. Ein großer Teil dieser Versuche bezieht sich auf die farbigen Mäuse mit roten Augen („pink-eyed mice with coloured coats“). Die gelben rotäugigen Mäuse wollen wir später im Zusammenhang mit den schwarzäugigen gelben Mäusen behandeln.

PLATES Arbeiten (siehe weiter unten, 1910) werden im Literaturverzeichnis angeführt. Im Texte werden sie nur an einer Stelle berücksichtigt, wo von den gelben Mäusen gesprochen wird. Es läßt sich neben einigen schwer zu beurteilenden Differenzen in wichtigen Punkten doch eine erfreuliche Übereinstimmung feststellen, und die Hoffnungen scheint durchaus berechtigt, daß recht bald die Mäuserassen kreuzungsanalytisch so erschöpfend durchgearbeitet sein werden, wie beispielsweise das Gartenlöwenmaul (*Antirrhinum majus*) durch Miß WHELDAL und BAUR, daß also ihre differentiellen Erbformeln bald vollständig bekannt sein werden. Ein Hauptpunkt der Übereinstimmung scheint sich mir auf den von Miß DURHAM eingeführten Faktor *E* für Schwarzäugigkeit und sein Fehlen *e* = Rotäugigkeit zu beziehen. Diese Faktoren entsprechen offenbar den PLATESchen Genen *Y* und *y*, die wir mit *Mo* und *mo* bezeichnet haben. Wir gebrauchen diese letzteren Symbole auch für die DURHAMschen *E* und *e*.

Miß DURHAM läßt den Faktor *C* aus ihren Formeln weg und ist dazu deswegen durchaus berechtigt, weil er in allen ihren Tieren homozygotisch wiederkehren würde. Zur Bequemlichkeit des Lesers geben wir eine Übersicht der in Betracht kommenden DURHAMschen Faktoren und der von ihr und uns verwendeten Symbole.

<i>M</i> (<i>B</i> bei DURHAM), das Gen für Schwarz,	<i>m</i> das Fehlen dieses Gens.
<i>My</i> (<i>G</i> bei DURHAM), das Sprenkelungs- gen, Gen für „Agouti“,	<i>my</i> das Fehlen dieses Gens.
<i>P</i> (<i>D</i> bei DURHAM), das Gen für dichte, konzentrierte Anordnung des Pigments,	<i>p</i> das Fehlen dieses Gens, verdünnte, zer- streute Anordnung des Pigmentes.
<i>Mo</i> (<i>E</i> bei DURHAM), Gen für Schwarzäugig- keit,	<i>mo</i> das Fehlen dieses Gens, Rotäugigkeit.

Miß DURHAM wiederholt zunächst ihre frühere Angabe, daß die roten Augen der farbigen Mäuse in Wirklichkeit nicht ganz pigmentlos sind. Die mikroskopische Untersuchung von Schnitten ergibt vielmehr das Vorhandensein von Pigment sowohl in der Retina als in der Iris, aber in so geringem Maße, daß die Farbe äußerst schwer anzugeben ist.

Korrelativ mit dem fast vollständigen Fehlen des Pigmentes in den Augen ist ein Pigmentdefizit in den Haaren verbunden. Die rotäugigen Farbensippen sind immer blasser als die ihnen entsprechenden schwarzäugigen (ganz so PLATE). Es ist das aber eine Erscheinung, welche gänzlich unabhängig ist von dem Fehlen des Konzentrationsfaktors *P* bei dunkeläugigen Mäusen. Denn wie es zwei Parallelserien der schwarzäugigen Mäuse gibt, die eine (mit dem

Faktor *P*) mit intensiverer, die andere (ohne den Faktor *P*, d. h. mit *p*) mit schwächerer Ausprägung der betreffenden Färbung, so kommen diese beiden „Ausgaben“, die *P*-Ausgabe und die *p*-Ausgabe, ganz gleicherweise bei den rotäugigen Farbenrassen vor. Das gilt aber nach Miß DURHAM nur für diejenigen farbigen Rotaugen, denen das gelbe Pigment fehlt. Das gelbe Pigment wird von dem Augenfarbentfaktor nicht beeinflusst, auch die gelbe Binde an den gesprenkelten Haaren nicht.

Die den schwarzen Mäusen (Taf. IV, Fig. 8) der schwarzäugigen Serie (mit dem Faktor *Mo*) entsprechende rotäugige Mäusesippe (mit dem negativen Faktor *mo*) hat eine blaßgraue Haarfarbe. DARBISHIRE nannte sie lila¹⁾, CUÉNOT perlgrau; Miß DURHAM wählt dafür die Bezeichnung „blaulila“. Bei Inzucht erweist sich die Farbe (Taf. IV, Fig. 13) als konstant. Mit Braun (schokoladefarbig) gekreuzt, entsteht nichts anderes als Schwarz in der *F*₁-Generation, nach der Formel (wenn wir den Sprenkelungsfaktor aus dem Spiel lassen):

$$\begin{array}{rcccl} mo\ mo\ P\ P\ M\ M & \times & Mo\ Mo\ P\ P\ mm & = & Mo\ Mo\ P\ P\ M\ m \\ blaulila & \times & schokoladebraun & = & schwarz \end{array}$$

Bei Inzucht der *F*₁-schwarzen Mäuse treten in der *F*₂-Generation neben schwarzen, schokoladebraunen und blaulilas zwei neue Farbenvarietäten (sogenannte Kreuzungsnova) auf, die Miß DURHAM „schokoladelila“ und „champagne“ („café au lait“ CUÉNOT) genannt hat. Die Farbe „schokoladelila“ ist in der Tiefe des Farbentons sehr variabel, aber immer deutlich mehr braun als blaulila.

Verschiedene Kreuzungsanalysen lassen es Miß DURHAM als wahrscheinlich erscheinen, daß ähnlich wie blaulila das rotäugige Gegenstück zu der schwarzäugigen schwarzen Form ist, so schokoladelila die mit Bezug auf Schwarz heterozygotische rotäugige „Ausgabe“ der schwarzäugig-schwarzhaarigen Varietät (*mo mo P P M m*) und „champagne“ die rotäugige homozygotische Ausgabe der schwarzäugig-schokoladebraunen Varietät (*mo mo P P mm*).

Da der Ungeübte sicher Mühe haben wird, die allzu aphoristische, leider nicht durch Abbildungen illustrierte Darstellung von Miß DURHAM zu verstehen, wollen wir ihm behilflich sein, indem wir ihre Beschreibung nicht nur ausführlich wiedergeben, sondern noch kommentieren. In nachfolgender Tabelle sind die rotäugigen *mo*-Formen den ihnen entsprechenden schwarzäugigen *Mo*-Sippen gegenübergestellt.

	<i>Mo</i> -Serie (schwarzäugig)		<i>mo</i> -Serie (rotäugig)
Haarkleid schwarz	<i>Mo Mo P P M M</i> , <i>Mo Mo P P M m</i> , <i>Mo mo P P M m</i> , <i>Mo Mo P p M m</i> usw.	}	<i>mo mo P P M M</i>
			<i>mo mo P P M m</i>
Haarkleid schokoladebraun	<i>Mo Mo P P m m</i>	champsagne	<i>mo mo P P m m</i>

¹⁾ Neuerdings (1911) sagt DARBISHIRE, daß die Bezeichnung „blaß-lavendelfarbig“ zutreffender sei.

Zur Ergänzung:

Haarkleid blau	$Mo Mo p p M M$
Haarkleid hellbraun (silver-fawn)	$Mo Mo p p m m$

Als Indizienbeweise für die Richtigkeit ihrer Auffassung der genotypischen Organisation der rotäugigen „Blaulila“- „Schokoladelila“- und „Champagne“- Sippen ($mo mo P P M M$, $mo mo P P M m$ und $mo mo P P m m$) führt Miß DURHAM die Resultate folgender Kreuzungsversuche an.

1. Kreuzt man Schokoladelila mit Schokoladebraun, so erhält man teils schokoladebraune, teils schwarze Tiere.

Damit stimmt die Ableitung aus den Formeln:

Ausgangsgeneration: $mo mo P P M m \times Mo Mo P P m m$
 Gameten: $mo P M \times Mo P m$
 $mo P m$

Tochtergeneration: die Hälfte $Mo Mo P P M m$ = schwarz
 und „ „ $Mo mo P P m m$ = schokoladebraun.

2. Kreuzt man die Schokoladelila-Mäuse untereinander, so erhält man Blaulila-, Schokoladelila- und Champagne-Junge.

Damit stimmt die Voraussage nach der Formel:

Ausgangsgeneration: $mo mo P P M m \times mo mo P P M m$
 Gameten: $mo P M \times mo P M$
 $mo P m$ $mo P m$

Tochtergeneration: a) $mo mo P P M M$ = blaulila,
 b) $mo mo P P M m$ = schokoladelila und
 c) $mo mo P P m m$ = champagne; im Zahlenverhältnis 1:2:1.

3. Kreuzt man Champagne mit Schokoladebraun, so erhält man bloß schokoladebraunen Nachwuchs. Das muß man nach den Erbformeln erwarten:

Ausgangsgeneration: $mo mo P P m m \times Mo Mo P P m m$
 Gameten: $mo P m \times Mo P m$

Tochtergeneration: lauter $Mo mo P P m m$ = schokoladebraun.

4. Bei Inzucht erweist sich Champagne als konstant. Das kann nach der Formel nicht anders sein:

Ausgangsgeneration: $mo mo P P m m \times mo mo P P m m$
 Gameten: $mo P m \times mo P m$
 Tochtergeneration: $mo mo P P m m$ = homozygotisch champagne.

5. Wir haben schon oben erwähnt, daß man bei Inzucht der schwarzen F_1 -Generation aus der Kreuzung von Blaulila mit Schokoladebraun neben schwarzen schokoladebraunen und blaulila Mäusen auch Schokoladelila und Champagne erhält.

Aus den Formeln abgeleitet würde sich das Zuchtergebnis folgendermaßen gestalten:

Die schwarze F_1 -Generation: $Mo mo P P M m$ (zweifach heterozygotisch, s. oben).
 Gameten:

$Mo P M$		$Mo P M$
$Mo P m$		$Mo P m$
$mo P M$	\times	$mo P M$
$mo P m$		$mo P m$

F_2 -Generation. Aus der Kombination dieser 4 Gametensorten ergeben sich folgende Genotypen:

- | | |
|---|---|
| 1. <i>Mo Mo P P M M</i> schwarz | 9. <i>Mo mo P P M M</i> schwarz |
| 2. <i>Mo Mo P P M m</i> schwarz | 10. <i>Mo mo P P M m</i> schwarz |
| 3. <i>Mo mo P P M M</i> schwarz | 11. <i>mo mo P P M M</i> blaulila |
| 4. <i>Mo mo P P M m</i> schwarz | 12. <i>mo mo P P M m</i> schokoladelila |
| 5. <i>Mo Mo P P M m</i> schwarz | 13. <i>Mo mo P P M m</i> schwarz |
| 6. <i>Mo Mo P P m m</i> schokoladebraun | 14. <i>Mo mo P P m m</i> schokolade |
| 7. <i>Mo mo P P M m</i> schwarz | 15. <i>mo mo P P M m</i> schokoladelila |
| 8. <i>Mo mo P P m m</i> schokoladebraun | 16. <i>mo mo P P m m</i> champagne. |

Also 5 Phänotypen: schwarz, schokoladebraun, blaulila, schokoladelila und champagne im Zahlenverhältnis von 9 : 3 : 1 : 2 : 1.

Miß DURHAM erhielt tatsächlich bei derartigen Zuchten in der F_2 -Generation:

	Schwarz	Schokolade- braun	Blaulila	Schokolade- lila	Champagne
F_2 , beobachtet:	21	6	0	4	6
Theoretische Erwartung:	20,7	6,9	2,3	4,6	2,3

Es fehlten die Blaulilas; dagegen hat sich ein Überschuß von Champagne ergeben.

6. In dem vorigen Versuch hatten wir es in der P_1 -Generation mit Bezug auf den Faktor für Pigmentkonzentration P mit homozygotischen Blaulila- und schokoladebraunen Mäusen zu tun. Diese Farbensippen kommen aber auch mit Bezug auf diesen Faktor P heterozygotisch, also mit Pp behaftet, vor.

Miß DURHAM kreuzte zwei solche Sippen, also *mo mo P p M M* \times *Mo Mo P p m m* und erhielt, wie erwartet, blaue und schwarze F_1 -Individuen und in der F_2 -Generation

Schwarz	Blau	Schokolade- braun	Silver-fawn Hellbraun	Blaulila	Schokolade- lila	Champagne
4	3	0	0	1	1	0

7. Kreuzungsversuche von Schokoladelila mit Schokoladebraun (*mo mo P P M m* \times *Mo Mo P P m m*) ergaben, wie zu erwarten, Schwarz und Schokoladebraun in der F_1 -Generation und dann in der F_2 -Generation

a) bei Kreuzung von Schwarz mit Schwarz

	Schwarz	Schokolade- braun	Blaulila	Schokolade- lila	Champagne
Beobachtet:	16	7	0	3	0
Theoretische Erwartung:	14,4	4,8	1,6	3,2	1,6

b) bei Kreuzung von Schwarz mit Schokoladebraun

	Schwarz	Schokolade- braun	Blaulila	Schokolade- lila	Champagne
Beobachtet:	8	16	0	0	5
Theoretische Erwartung:	10,8	10,8	0	3,6	3,6

c) bei Kreuzung von Schokoladebraun mit Schokoladebraun

	Schokolade	Champagne
Beobachtet:	38	16
Theoretische Erwartung:	40,5	13,5

Die Beziehungen der rotäugigen Farbenrassen *mo* zu dem negativen Gen p (Fehlen des Pigmentkonzentrierungsfaktors, lichtere Färbung).

Kreuzt man die rotäugigen Farbensippen mit dunkeläugigen p -Formen (blauen, hellbraunen [silver-fawns]), so treten in der F_2 -Generation rotäugige p -

Formen auf. Doch wurde Miß DURHAM zu spät hierauf aufmerksam. Immerhin konstatierte sie bei den F_2 -Rotaugen eine beträchtliche Variabilität in der Intensität der Färbung, die sie dem Vorhandensein oder Fehlen des Konzentrierungsfaktors (P resp. p) zuschreibt. Ferner hat sie bei Kreuzung von Champagne mit Silver-fawn in der F_2 -Generation immer das Kreuzungsnovum „silver-champagne“ erhalten, welches mit p -Formen gekreuzt immer nur p -Formen ergab, also selbst mit dem p -Faktor homozygotisch behaftet sein mußte.

DURHAM teilt folgende Resultate der Kreuzung von mo -Formen (Rotaugen) mit p -Formen (licht pigmentierten) mit.

1. Kreuzung von Hellbraun (silver-fawn) mit Champagne

P_1 -Generation: $Mo Mo p p m m \times mo mo P P m m$

F_1 -Generation: $Mo mo P p m m =$ Schokoladebraun

	Schokoladebraun	Silver-fawn	Champagne
F_2 Generation, beobachtet:	5	2	5
Theoretische Erwartung:	6,75	2,25	3

Die Champagne-Tiere sollten von zwei Sorten sein: Champagne und Silver-champagne und zwar, wenn für Champagne die Formeln $mo mo P P m m$ und $mo mo P p m m$ gelten und für Silver-champagne die Formel $mo mo p p m m$, im Zahlenverhältnis 3:1. Das Zahlenverhältnis für alle 4 Formen wäre

Schokoladebraun	Silver-fawn	Champagne	Silver-Champagne
9	3	3	1

2. Kreuzung von Silver-fawn mit Silver-champagne

P_1 -Generation: $Mo Mo p p m m \times mo mo p p m m$

F_1 -Generation: $Mo mo p p m m =$ Silver-fawn (Hellbraun)

F_2 -Generation: 3 Silver-fawn : 1 Silver-champagne

Beobachtet:	11	2
Theoretische Erwartung:	9,75	3,25

3. Kreuzung von Schokoladebraun (mit $Mo mo$) mit Schokoladelila

Ausgangsgeneration: $Mo mo P P m m \times mo mo P P M m$

Tochtergeneration: Schwarz Schokoladebraun Schokoladelila Champagne

Beobachtet:	2	3	2	3
Theoretische Erwartung:	2,5	2,5	2,5	2,5

4. Kreuzung von Blau ($Mo Mo p p M M$) \times Champagne ($mo mo P P m m$) gab in F_1 , wie erwartet, schwarz ($Mo mo P p M m$) und in

F_2 :	Schwarz	Blau	Schokol.-braun	Silver-fawn	Blaulila	Schokol.-lila	Champagne
Beobachtet:	4	0	2	1	0	1	1
Theoretische Erwartung:	3,5	1,17	1,17	0,4	0,5	1	0,5

5. Die Kreuzung von Blau ($Mo Mo p p M M$) mit Champagne von der Formel $mo mo P p m m$ ergab in der F_1 -Generation Blau und Schwarz.

Beide gekreuzt: $Mo mo p p M m \times Mo mo P p M m$ lieferten in der F_2 -Generation:

	Schwarz	Blau	Schokolade-braun	Hellbraun (silver-fawn)	Blaulila	Schokolade-lila	Champagne
Beobachtet:	8	10	3	4	4	2	2
Theoretische Erwartung:	9	9	3	3	2	4	2

6. Bei der Kreuzung von Blau von der Formel $Mo Mo p p M m$ mit Champagne von der Formel $mo mo P p m m$ entstanden blaue und schokoladebraune F_1 -Mäuse. Blaue und schokoladebraune F_1 -Mäuse miteinander gekreuzt, $Mo mo p p M m \times Mo mo P p m m$, ergaben in der F_2 -Generation:

	Schwarz	Blau	Schokolade- braun	Hellbraun (silver-fawn)	Schokolade- lila	Champagne
Beobachtet:	2	3	4	1	1	0
Theoretische Erwartung:	2,1	2,1	2,1	2,1	1,3	1,3

7. Kreuzung von Blau von der Formel $Mo mo p p M m$ mit Champagne von der Formel $mo mo P p m m$. Ergebnis:

	Schwarz	Blau	Schokolade- braun	Hellbraun (silver-fawn)	Schokolade- lila	Champagne
Beobachtet:	3	0	5	3	1	1
Theoretische Erwartung:	1,6	1,6	1,6	1,6	3,2	3,2

8. Die Inzucht von Blau (mit $Mo mo$)

	$Mo mo p p M M$ Blau	\times	$Mo mo p p M M$ Blaulila
ergab	1 $Mo Mo p p M M$ + 2 $Mo mo p p M M$		1 $mo mo p p M M$
Beobachtet:	19		6
Theoretische Erwartung:	18,75		6,25

Kreuzungen von rotäugigen Farbensippen mit schwarz-äugig-wildfarbigen.

1. Kreuzt man eine schokoladelila Maus [wir wissen, daß sie rotäugig ist und die Formel $my my mo mo P P M m$ hat, (Farbe s. Taf. IV, Fig. 13)] mit einer gewöhnlichen, schwarzäugigen, wildgrauen (synonym: „agouti“, „golden-agouti“, Formel $My My Mo Mo P P M M$), so erhält man, wie erwartet, in der F_1 -Generation lauter wildfarbene, schwarzäugige Mäuse ($My my Mo mo P P M m$ und $My my Mo mo P P M m$).

Kreuzt man die triheterozygotisch wildgrau-schwarzäugigen untereinander

$$My my Mo mo P P M m \times My my Mo mo P P M m$$

so müssen in F_2 alle möglichen Formen auftreten: Schwarz, Schokoladebraun, Wildgrau (golden-agouti), Zimtgrau (cinnamon-agouti), Blaulila, Schokoladelila, Champagne, Rotäugig-wildgrau und Rotäugig-zimtgrau.

Es ist klar, daß bei einem solchen theoretisch zu erwartenden Formenreichtum der F_2 -Generation bei Trihybridismus ein sehr großes Zuchtmaterial nötig ist, wenn alle theoretisch erwarteten Formen auftreten sollen und annähernd in dem theoretischen Zahlenverhältnis. Miß DURHAM hat 172 F_2 -Mäuse aus der angegebenen Paarung von triheterozygotisch wildfarbigen, schwarzäugigen Mäusen untereinander gezogen, gewiß an und für sich eine sehr große Zahl, doch relativ zu klein, um die Zufälligkeiten genügend zu eliminieren. Das muß bei der Beurteilung des nachfolgenden Zuchtergebnisses im Auge behalten werden.

F_1 - Generation: $My\ my\ Mo\ mo\ M\ m \times My\ my\ Mo\ mo\ M\ m$ (PP außer Spiel gelassen!).

	F_2 - Generation								
	Wild-grau	Zimt-grau	Schwarz	Schokolade-braun	Rotäugig-wildgrau	Rotäugig-zimtgrau	Blau-lila	Schokoladelila	Champagne
Beobachtet	83	8	31	2	26	7	0	11	4
Theoretisch erwartet	72,9	24,3	24,3	8,1	24,3	8,1	2,7	5,4	2,7

Miß DURHAM machte noch folgende Kreuzungen.

2. Die Kreuzung von wildgrau-rotäugigen Mäusen mit schwarzäugig-schokoladebraunen ergab nur wildgrau-schwarzäugige Mäuse. Dies war nicht anders zu erwarten, wie aus der folgenden Formelentwicklung hervorgeht, aus der wir den gemeinsamen, homozygotischen Faktor PP immer weglassen.

$$\begin{array}{lcl} \text{Rotäugig-wildgrau} & \times & \text{Schwarzäugig-schokoladebraun} = \text{Schwarzäugig-wildgrau} \\ My\ My\ mo\ mo\ M\ M & & my\ my\ Mo\ Mo\ m\ m \quad \quad \quad My\ my\ Mo\ mo\ M\ m \end{array}$$

3. In entsprechender Weise erhält man nur Schwarzäugig-zimtgrau, wenn man Rotäugig-zimtgrau mit Schwarzäugig-schokoladebraunen kreuzt.

4. Die Kreuzung von Schwarzäugig-wildgrauen mit Rotäugig-wildgrauen ergab, wie erwartet, in der F_1 -Generation lauter Schwarzäugig-wildgrau, denn

$$My\ My\ Mo\ Mo\ M\ M \times My\ My\ mo\ mo\ M\ M = My\ My\ Mo\ mo\ M\ M.$$

In der F_2 -Generation erhielt Miß DURHAM (erwartet wird das Zahlenverhältnis 3:1)

	Schwarzäugig-wildgrau	Rotäugig-wildgrau
Beobachtet:	32	17
Theoretisch berechnet:	36,75	12,25

5. Bei der Kreuzung von Schwarzäugig-zimtgrau mit Schokoladelila (rotäugig!) erhielt Miß DURHAM, wie erwartet, nur Schwarzäugig-zimtgrau. Sie zog eine F_2 -Generation von folgender Zusammensetzung:

F_2 - Generation:	Zimtgrau schwarzäugig	Schokoladebraun schwarzäugig	Zimtgrau rotäugig	Champagne rotäugig
Beobachtet:	14	4	3	1
Theoretische Erwartung:	12,3	4,1	4,1	1,4

6. Bei der Kreuzung von Schwarzäugig-wildgrau von der Formel $My\ My\ Mo\ mo\ M\ M$ (heterozygotisch mit Bezug auf die Augenfarbe) mit Rotäugig-wildgrau $My\ My\ mo\ mo\ M\ M$ waren gleich viele von der einen und der anderen Sorte zu erwarten. Miß DURHAM erhielt tatsächlich

	Schwarzäugig-wildgrau	Rotäugig-wildgrau
Beobachtet:	11	8
Theoretische Erwartung:	9,5	9,5

7. Miß DURHAM erwähnt ferner folgenden Versuch:

Kreuzung von schwarzäugig-wildgrauen Mäusen, die sowohl mit Bezug auf die Augen-, als auf die Haarfarbe heterozygotisch, also mit $Mo\ mo$ und $M\ m$ behaftet waren, mit rotäugigen, mit Bezug auf die Haarfarbe heterozygotischen Mäusen. Resultat:

	Wild-grau schwarz- äugig	Zimt-grau schwarz- äugig	Schwarz schwarz- äugig	Schokol- braun schwarz- äugig	Wild- grau rot- äugig	Zimt- grau rot- äugig	Blau- lila rot- äugig	Schoko- ladelila rot- äugig	Cham- pagne rot- äugig
Beobachtet	7	0	2	1	10	0	0	1	0
Theoretische Erwartung	5,85	1,95	1,95	0,65	5,85	1,95	0,65	1,3	0,65

Offenbar müssen die Zuchteltern auch mit Bezug auf den Sprenkelungsfaktor heterozygotisch gewesen sein (*My my*), sonst hätten ja nicht schwarze, schokoladebraune, blaulila- und champagnefarbige Nachkommen entstehen können.

8. Kreuzung von schwarzäugig-wildgrauen Mäusen, die mit Bezug auf Augenfarbe und schwarze Haarfarbe heterozygotisch waren, mit in entsprechender Weise heterozygotischen schwarzen Mäusen. Die wildgrauen Mäuse müssen auch mit Bezug auf den Sprenkelungsfaktor heterozygotisch gewesen sein, sonst hätten nur graue („agouti“) Formen entstehen können. Das Resultat war aber folgendes:

	Wild- grau schwarz- äugig	Zimt- grau schwarz- äugig	Schwarz schwarz- äugig	Schokol- braun schwarz- äugig	Wild- grau rot- äugig	Zimt- grau rot- äugig	Blau- lila rot- äugig	Schoko- ladelila rot- äugig	Champagne rot- äugig
Beobachtet	6	1	10	3	0	6	0	2	4
Theoretische Erwartung	9	3	9	3	3	1	1	2	1

Aus allen Versuchen geht hervor, daß Rotäugigkeit *mo* gegenüber der Schwarzäugigkeit *Mo* rezessiv ist. Miß DURHAM hat alle ihre Resultate der Kreuzung von Rotaugen mit Schwarzaugen ohne Rücksicht auf die besondere Farbe des Haarleides zusammengestellt und folgendes Ergebnis erhalten, das sich auf die F_2 -Generation bezieht:

Beobachtet: 875 Dunkeläugige, 303 Rotäugige
Theoretische Erwartung: 883,5 „ 294,5 „

Kreuzung von heterozygotisch Dunkeläugigen (*Mo mo*) mit Rotäugigen (*mo mo*).

Beobachtet: 105 Dunkeläugige, 113 Rotäugige
Theoretische Erwartung: 109 „ 109 „

Komplikationen. Ergebnisse, die mit der theoretischen Erwartung nicht stimmen.

Als Miß DURHAM blaue mit blaulila Mäusen kreuzte, erhielt sie in der F_2 -Generation ein von dem theoretisch erwarteten abweichendes Zahlenverhältnis. Die Formel für homozygotisch Blau ist *Mo Mo pp M M*, diejenige für Blaulila *mo mo P P M M*. In F_1 erwartet man *Mo mo P p M M* = Schwarz. In der Tat fiel diese Generation schwarz aus. In der F_2 -Generation erwartet man Schwarz, Blau und Blaulila im Zahlenverhältnis von 9 : 3 : 4. Statt dessen erhielt sie

27 Schwarz, 17 Blau und 18 Blaulila
Theoretische Erwartung: 34,9 „ 11,6 „ „ 15,5 „

Wie Miß DURHAM bemerkt, würde das Zahlenverhältnis viel besser stimmen, wenn man Faktorenabstoßung („spurious allelomorphismus“) und zwar zwischen den Genen *Mo* (bzw. *mo*) und *P* (bzw. *p*) annehmen dürfte, wie aus folgender Tabelle hervorgeht, in der die Gameten, welche nicht gebildet wurden, in Klammern gesetzt sind.

Gameten von F_1 :	(Mo P M)		(Mo P M)
	Mo p M		Mo p M
	mo P M	×	mo P M
	(mo p M)		(mo p M)
F_2 -Generation:	1 Mo Mo p p M M	+	2 Mo mo P p M M
	blau		schwarz
			blaulila
Beobachtet:	17		27
			18
Theoretische Erwartung:	15,5		31
			15,5

Ob die Annahme der Faktorenabstoßung wirklich gerechtfertigt ist, hat Miß DURHAM noch nicht durch genügende Kontrollversuche beweisen können. Die blauen und blaulila F_2 -Mäuse müßten als Homozygoten rein züchten und die schwarzen als Heterozygoten spalten.

Auch bei der Kreuzung von Schokoladelila mit Blau (mit Schwarz in der F_2 -Generation) ergaben sich in der F_2 -Generation Zahlenverhältnisse, die nicht ganz befriedigend mit der theoretischen Erwartung stimmen. Miß DURHAM erhielt in einem Falle in der F_2 -Generation

19 schwarz, 2 blau, 5 blau-lila, 6 schokolade-lila.

Unter der Annahme, daß die Kreuzung in F_1 $Mo mo P p M m \times Mo mo P p M M$ war, wäre die theoretische Erwartung:

18 schwarz, 6 blau, 4 blaulila und 4 schokoladelila.

Bei der Kreuzung von Schokoladelila mit Mm -Schwarz, die, wie erwartet, in der F_1 -Generation Schwarz ergab, erhielt Miß DURHAM in der F_2 -Generation:

10 schwarz, 4 blau, 6 blaulila und 2 schokoladelila.

Vorausgesetzt, daß die Kreuzung nach der Formel $Mo mo P p M m \times Mo mo P p M M$ erfolgte, so hätte man erwarten müssen:

12,3 schwarz, 4,3 blau, 2,7 blaulila und 2,7 schokoladelila.

Die Abweichungen schließen die Richtigkeit der Formeln nicht aus.

Miß DURHAM kreuzte rotäugig-wildfarbige (wildgraue) Mäuse untereinander. Die homozygotische Formel ist $My My mo mo P P M M$. Das Resultat in F_1 war:

rotäugig-wildfarbig	rotäugig-zimtgrau	schokoladelila
37	4	8.

Es traten keine Blaulilas und keine Champagne auf. Das mag davon herühren, daß die rotäugig-wildgrauen Ausgangsmäuse nicht alle die gleiche Konstitution hatten; sie konnte ja mit Bezug auf die Gene M und My homozygotisch oder heterozygotisch sein.

Ein anderes Kreuzungsergebnis, das Miß DURHAM nicht erklären kann, ist das folgende:

Sie kreuzte einen *Mo mo*-Albino mit einer gelben Maus, die mit dem Sprenkelungsgen *My* behaftet war, und erhielt in F_1 , wie erwartet, wildgraue Mäuse und in F_2 :

17 wildgrau, 5 schwarz, 1 schokoladelila, 1 champagne und 8 Albinos.

Schokoladebraune Mäuse traten ebensowenig auf, wie zimtgraue; auch keine rotäugig-wildgrauen oder zimtgrauen und keine Blaulilas.

VII. Die neueren umfassenden Zuchtversuche von L. Plate und Arend L. Hagedoorn mit Farbensippen der Hausmaus, mit Ausnahme der *Xx*-gelben Form.

In neuester Zeit sind die Erbliehkeitsverhältnisse der Farbe bei einfarbigen Mäuserassen durch Plate (1910 a und b) Gegenstand einer neuen, ausgedehnten, experimentellen Untersuchung geworden, die manche strittige Fragen abgeklärt hat. In gegen 400 Kreuzungen zog PLATE ungefähr 1600 Tiere. Seine Untersuchungsergebnisse stimmen im wesentlichen vollständig mit denen von Miß DURHAM überein. Sie erstrecken sich auch auf das kontroverse Gebiet der gelben Mäuse. PLATE übernimmt die 4 Paar DURHAMschen Faktoren (1908, S. 505), denen er aber teilweise eine andere Bedeutung zuschreibt, fügt ihnen aber jenes neue Paar, das wir *Mo* und *mo* nennen (bei PLATE *Y* und *y*) hinzu. Nur in einem Punkte weicht PLATE von Miß DURHAM ab; seine silberfarbigen Mäuse haben nicht die Formel *C my m p*, sondern *C mo my M P* oder *C mo my M p*. Aber die silberfarbigen Mäuse von Miß DURHAM und die von PLATE sind wahrscheinlich verschiedene Rassen, denn die DURHAMschen haben schwarze und die PLATESchen stets nur rote Augen.

Folgendes ist die Bedeutung der 5 Paar Gene oder Faktoren, welche nach PLATE die Farbenphänotypen der einfarbigen Mäuse bedingen.

Symbole			Bedeutung.
DURHAM	PLATE	LANG	
<i>C</i>	<i>C</i>	<i>C</i>	Ermöglicht die Bildung von Pigment (Chromogen).
<i>c</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	Fehlen dieser Fähigkeit (Albinismus).
<i>G</i>	<i>G</i>	<i>My</i>	Gelbe Binde dicht unter der Spitze der einzelnen, im übrigen mehr oder weniger dunklen Wollhaare. Sprenkelung.
<i>g</i>	<i>g</i>	<i>my</i>	Fehlen dieser Binde, das Haar ziemlich gleichmäßig pigmentiert.
<i>E</i> (1911)	<i>Y</i>	<i>Mo</i>	Bewirkt durch sehr reichliche Entwicklung von Pigment, daß die terminale Hälfte der Grannenhaare dunkel pigmentiert (schwarz oder braun) und auch die Augen schwarz werden.

Symbole			Bedeutung.
DURHAM	PLATE	LANG	
<i>e</i> (1911)	<i>y</i>	<i>mo</i>	„Helle Spitzen der Grannenhaare mit nur wenigem oder gar keinem Pigment, was sich wohl so erklärt, daß <i>mo</i> die quantitative Entfaltung des dunklen Pigmentes hemmt. Daher besitzen die <i>mo</i> -Rassen viel weniger Farbstoffe als die zugehörigen <i>Mo</i> -Varietäten“. Der Einfluß von <i>mo</i> erstreckt sich auch auf die Augen, welche rot sind. „ <i>mo</i> hat also die Fähigkeit, trotz Gegenwart von <i>C</i> in den Augen das Pigment zu unterdrücken.“
<i>B</i>	<i>B</i>	<i>M</i>	„Das körnige, dunkle Pigment bildet vielfach kompakte Klumpen bei mikroskopischer Untersuchung und erscheint dann mit <i>Mo</i> schwarz, mit <i>mo</i> schwärzlich-braun. HAGEDOORN nahm 3 Farbfaktoren an für die drei Farben schwarz, braun und gelb. PLATE billigt das nicht. Zwischen schwarz und braun sei kein Unterschied unter dem Mikroskop zu finden. Sein Faktor <i>M</i> bezeichne den Besitz von schwarzem + braunem + gelbem Pigment.
<i>b</i>	<i>b</i>	<i>m</i>	Die braunen Pigmentkörnchen sind weniger dicht gelagert; <i>m</i> erzeugt daher zusammen mit <i>Mo</i> die braune und zusammen mit <i>mo</i> die gelbe Farbe. <i>m</i> repräsentiere HAGEDOORNS Farbengene braun + gelb.
<i>D</i>	<i>D</i>	<i>P</i>	Viel Pigment. Konzentriertes Pigment.
<i>d</i>	<i>d</i>	<i>p</i>	Weniger Pigment, daher Färbung blasser. Die <i>P</i> -Sorten seien von den zugehörigen <i>p</i> -Sorten oft nur daran zu erkennen, daß die basale Hälfte der Wollhaare stärker pigmentiert ist. Bei den gelben und weißgelben Mäusen seien die <i>P</i> - und <i>p</i> -Sorten überhaupt nur schwer unterscheidbar. Das Verhältnis von <i>P</i> zu <i>p</i> bedürfe überhaupt noch genauerer Untersuchung.

Zu dieser Beschreibung der „Potenzen“ der einzelnen Faktoren möchten wir uns einige Bemerkungen erlauben.

1. Es fällt, wenigstens dem nicht genau mit den Verhältnissen Vertrauten, schwer, aus der Beschreibung den Unterschied der Faktoren *Mo*, *M* und *P*, *mo*, *m* und *p* scharf zu erfassen. Bei *Mo* ist das Pigment reichlich entwickelt, bei *M* ist es kompakt angeordnet, bei *P* ist viel Pigment, konzentriertes Pigment vorhanden! Bei *mo* ist weniger Farbstoff vorhanden als bei *Mo*; bei *m* ist das Pigment weniger dicht gelagert als bei *M*; bei *p* ist weniger Pigment vorhanden als bei *P*, daher Färbung blasser!

2. PLATE kann die HAGEDOORNSchen drei Faktoren Schwarz, Braun und Gelb nicht billigen (1910, S. 550), weil zwischen Schwarz und Braun kein scharfer Unterschied unter dem Mikroskop zu finden sei. Sein (PLATES) Faktor M bezeichne den Besitz von schwarzem + braunem + gelbem Pigment, während m = Braun + Gelb sei. Damit wird aber der abgelehnte Unterschied zwischen Schwarz und Braun tatsächlich wieder eingeführt.

3. mo soll gegenüber Mo „die quantitative Entfaltung des dunklen Pigmentes hemmen“; mo soll die Fähigkeit haben, „trotz der Gegenwart von C in den Augen das Pigment zu unterdrücken“. Wir haben es also mit einem *aktiven Hemmungsgen* zu tun, das mit einem großen Buchstaben bezeichnet werden müßte und dem sein Fehlen, die ungehinderte Entfaltung der betreffenden Eigenschaft, gegenüberzustellen ist, wie dies PLATE selbst an einer anderen Stelle (S. 545) zutreffend hervorhebt. PLATE hätte die Schwierigkeit leicht beseitigen können, etwa so, daß er C definiert als Gen für die Bildung von Pigment im Haarkleid und Mo als Gen für die Ausdehnung des Pigments farbiger Mäuse auf die Spitzen der Grannenhaare und auf die Augen.

Durch freie Kombination der 4 Paar Gene bei Vorhandensein des Chromogens C entstehen 16 einfarbige Mäuse-Phänotypen von verschiedener Färbung, die sich fast alle scharf unterscheiden lassen. Bei jeder dieser Kombinationen kann C durch c ersetzt sein, und es entsteht eine Parallelserie von 16 *albinotischen* Rassen, die sich äußerlich nicht unterscheiden lassen. Die Zahl der äußerlich verschiedenen farbigen Phänotypen steigt auf 64, wenn noch das Fehlen oder Vorhandensein des Faktors für Scheckzeichnung hinzukommt.

In der folgenden Tabelle sind nach PLATE alle 16 einfarbigen Mäuserassen aufgezählt und charakterisiert. Jede Rasse, mit Ausnahme der letzten, welche rezessivmerkmalig ist, kommt natürlich auch heterozygotisch vor. Die Differentialformeln (Erbformeln) beziehen sich auf die homozygotischen Rassen resp. die genotypische Konstitution ihrer Gameten. Wir können uns dadurch die Verdoppelung der Buchstaben CC , $MoMo$, pp usw. ersparen.

Tabelle der 16 einfarbigen Mäuserassen nach PLATE.

Nr.	Augenfarbe	Farbe des Haarkleides	Differentialformel der Gameten	Bemerkungen von PLATE
1	schwarz	gelb-wildfarbig	$C Mo My M P$	„No. 2 sieht schwärzlicher aus, weil weniger gelbes Pigment vorhanden ist.“ „Die gelbe Binde ist, wie bei allen p -Rassen, die gleichzeitig My besitzen, viel weniger deutlich und scharf abgesetzt als bei der gelb-wildfarbigen Rasse, welche wohl als die Stammform zu gelten hat.“ Beide Farbenmodifikationen kommen unter den wilden Hausmäusen vor.
2	schwarz	dunkel-wildfarbig	$C Mo My M p$	

Nr.	Augen- farbe	Farbe des Haarkleides	Differentialformel der Gameten	Bemerkungen von PLATE
3	schwarz	zimtgelb (cinnamon)	$C Mo My m P$	No. 3 und 4 enthalten weniger dunkles Pigment als No. 1 und 2 und sehen deshalb gelber aus; ihre Agoutizeichnung (Sprenkelung) ist undeutlicher, besonders bei den jungen p -Formen. Die Grannenhaare sehen unter der Lupe dunkelbraun aus (bei No. 1 und 2 schwarz), und die äußerste Spitze der Wollhaare ist weißlich (bei No. 1 und 2 schwarz). Im Alter nimmt das Gelb der p -Form eine rotbraune Färbung an, namentlich auf der hinteren Hälfte des Rückens.
4	schwarz	braungelb	$C Mo My m p$	
5	schwarz	glänzend-schwarz	$C Mo my M P$	Äußerlich schwer unterscheidbar. No. 6 von PLATE noch nicht beobachtet.
6	schwarz	mattschwarz (das Blau von Miß DURHAM)	$C Mo my M p$	
7	schwarz	schokoladebraun	$C Mo my m P$	Äußerlich wenig unterschieden. No. 8 von PLATE noch nicht beobachtet. Die schwarze (No. 5) und die schokoladebraune (No. 7) Varietät sind nicht zu verwechseln; bei beiden erscheinen die Grannen- und die Wollhaare unter der Lupe gleichmäßig schwarz bzw. braun in der terminalen Hälfte, während die basale heller gefärbt ist.
8	schwarz	hellbraun (silver-fawn von Miß DURHAM)	$C Mo my m p$	
9	rot	rötlichgraugelb	$C mo My M P$	Die Graugelben (No. 9 und 10) sehen zuerst schmutzig-gelb aus, während sie völlig ausgewachsen eine ziemlich rein rotgelbe Rückenfärbung bekommen und dann leicht mit den Gelben (No. 11, 12) verwechselt werden können. Untersucht man jedoch die Beschaffenheit der Haare unter der gelben Endbinde, so sind sie bei No. 9 und No. 10 wegen des Besitzes von M deutlich schwärzlich, bei der P -Form in stärkerem Grade als bei der p -Form; bei No. 11 und 12 hingegen weißgelb. Die Spitzen der Grannenhaare sind ganz oder fast ganz ungefärbt unter der Lupe.
10	rot	graugelb	$C mo My M p$	

Nr.	Augen- farbe	Farbe des Haarkleides	Differentialformel der Gameten	Bemerkungen von PLATE
11	rot	gelb	$C mo My m P$	} Diese beiden gelben Sorten sind nur bei größerem Material zu unterscheiden, da die Haare der p -Form unterhalb der gelben Binde etwas heller gefärbt sind.
12	rot	hellgelb	$C mo My m p$	
13	rot	gelbsilbern	$C mo my M P$	} Ohne Übung und Vergleichs- material schwer zu unterschei- den. In der Jugend sind sie schon silbergrau, die p -Form fast weiß- silbern. Ausgewachsen bekommt die P -Form einen sehr deutlichen braunen oder rostfarbigen Hauch, während bei der p -Form die Sil- berfarbe dunkler, mehr steingrau, wird. Das M läßt sich mikrosko- pisch und kreuzungsanalytisch nachweisen.
14	rot	hellsilbern	$C mo my M p$	
15	rot	weißgelb	$C mo my m P$	} PLATE hat bisher die P -Form noch nicht von der p -Form sicher zu unterscheiden vermocht.
16	rot	hellweißgelb	$C mo my m p$	

Hier würden sich Nr. 17 bis No. 32 anschließen, die albinotische Parallelserie, bei der C durch c ersetzt ist.

Mit Hilfe dieser Differentialformeln kann man genau berechnen, welche Sorten bei einer bestimmten Paarung auftreten werden und in welchem Zahlenverhältnis. PLATE versichert, daß bei den gegen 400 Kreuzungen, die er ausgeführt hat, nicht einmal eine Rasse geworfen worden ist, welche nach der Theorie nicht erscheinen durfte. Er betont ferner sehr scharf, daß ihm kein Fall von unvollkommener Dominanz vorgekommen sei und ebensowenig irgendein Fall, welcher gegen die Theorie der scharfen Spaltung, gegen die Annahme von der Gametenreinheit sprechen würde. Die Vererbung des Haarkleides, sagt er, hängt bei einer Maus nicht davon ab, wie viele Voreltern wildfarbig oder schwarz oder grau-gelb gewesen sind, sondern nur davon, welche Erbinheiten sich in ihrer Zygote zusammenfanden. GALTONS Theorie vom Ahnenerbteil versagt hier vollständig.

In der im Zoologischen Anzeiger veröffentlichten Mitteilung gibt PLATE einen Auszug aus seinen Zuchtprotokollen, indem er uns mit dem Resultat von 30 verschiedenen Kreuzungen bekannt macht. Da der Zoologische Anzeiger überall leicht zugänglich ist, beschränken wir uns auf die Wiedergabe einzelner Beispiele und legen das Hauptgewicht auf diejenigen, welche die scheinbar kontroversen gelben Mäuse betreffen. Wir wollen für die gewählten Beispiele die Differentialformeln ungekürzt wiedergeben. Das ist viel übersichtlicher.

P_1 -Generation: Albino ♂ \times Gelb-wildfarbig ♀
 $cc Mo Mo My my M M P P \times C c Mo Mo My my M M P P$
 Gameten: $c Mo My M P$ \times $C Mo My M P$
 $c Mo my M P$ $c Mo my M P$

F_1 -Generation: 8 Kombinationen, nämlich

1. $C c Mo Mo My My M M P P$; gelb-wildfarbig.
2. $C c Mo Mo My my M M P P$; gelb-wildfarbig.
3. $c c Mo Mo My My M M P P$; Albino.
4. $c c Mo Mo My my M M P P$; Albino.
5. $C c Mo Mo My my M M P P$; gelb-wildfarbig.
6. $C c Mo Mo my my M M P P$; glänzend schwarz.
7. $c c Mo Mo My my M M P P$; Albino.
8. $c c Mo Mo my my M M P P$; Albino.

Das Zahlenverhältnis ist somit: 4 Albinos, 3 gelb-wildfarbige, 1 glänzend schwarz.
 Resultat der Kreuzungen: 16 „ 16 „ 4 „ „
 Theoretische Erwartung: 18 „ 13,5 „ 4,5 „ „

P_1 -Generation: Zimtgelb ♂ \times Albino ♀
 $CC Mo Mo My My m m P P \times cc Mo Mo My My M M P P$
 F_1 -Generation: gelb-wildfarbig
 $C c Mo Mo My My M m P P =$
 Gameten: $C Mo My M P$ \times $C Mo My m P$
 $c Mo My M P$ $c Mo My m P$

F_2 -Generation: 16 Kombinationen, 3 Phänotypen.

1. $CC Mo Mo My My M M P P$; gelb-wildfarbig.
2. $CC Mo Mo My My M m P P$; gelb-wildfarbig.
3. $C c Mo Mo My My M M P P$; gelb-wildfarbig.
4. $C c Mo Mo My My M m P P$; gelb-wildfarbig.
5. $CC Mo Mo My My m m P P$; gelb-wildfarbig.
6. $CC Mo Mo My My m m P P$; zimtgelb.
7. $C c Mo Mo My My M m P P$; gelb-wildfarbig.
8. $C c Mo Mo My My m m P P$; zimtgelb.
9. $C c Mo Mo My My M M P P$; gelb-wildfarbig.
10. $C c Mo Mo My My M m P P$; gelb-wildfarbig.
11. $c c Mo Mo My My M M P P$; Albino.
12. $c c Mo Mo My My M m P P$; Albino.
13. $C c Mo Mo My My M m P P$; gelb-wildfarbig.
14. $C c Mo Mo My My m m P P$; zimtgelb.
15. $c c Mo Mo My My M m P P$; Albino.
16. $c c Mo Mo My My m m P P$; Albino.

Zahlenverhältnis 9 gelb-wildfarbige, 4 Albinos, 3 zimtgelbe
 Resultat der Kreuzungen 33 „ 14 „ 13 „
 Theoretische Erwartung 33,75 „ 15 „ 11,25¹⁾ „

P_1 -Generation: ♂ gelbsilbern, rotäugig \times ♀ glänzend schwarz, schwarzäugig
 $CC mo mo my my M M P P \times CC Mo mo my my M M P P$
 Gameten: $C mo my M P$ \times $C Mo my M P$
 $C mo my M P$

F_1 -Generation: 2 Kombinationen im Verhältnis 1 : 1

$CC mo mo my my M M P P$ $CC Mo mo my my M M P P$
 gelbsilbern, rotäugig glänzend schwarz, schwarzäugig

Resultat der Kreuzung: 8 gelbsilbern, rotäugig; 10 glänzend schwarz, schwarzäugig
 Theoretische Erwartung: 9 „ 9 „ „ „

¹⁾ Bei PLATE sind hier die Zahlen verstellt.

P_1 -Generation: ♂ schokoladebraun, schwarzäugig \times ♀ schokoladebraun, schwarzäugig
 $C c M o m o m y m m P P$ $C c M o m o m y m m P P$
 Gameten: $C M o m y m P$ $C M o m y m P$
 $C m o m y m P$ $C m o m y m P$
 $c M o m y m P$ $c M o m y m P$
 $c m o m y m P$ $c m o m y m P$

Es ergeben sich 16 Kombinationen mit 3 Phänotypen, nämlich 1. schokoladebraune, schwarzäugige, 2. albinotische und 3. weißgelbe, rotäugige Tiere im Zahlenverhältnis 9 : 4 : 3. Tatsächlich erhielt PLATE bei seinen Kreuzungen von 1. 10 Exemplare, von 2. 5 Exemplare und von 3. 1 Exemplar.

P_1 -Generation: ♂ gelb-wildfarbig, schwarzäugig \times ♀ zimtgelb, schwarzäugig
 $C C M o m o M y m y M m P P$ $C C M o m o M y m y m m P P$
 Gameten: $C M o M y M P$ $C M o M y m P$
 $C M o M y m P$ $C M o m y m P$
 $C M o m y m P$ $C m o M y m P$
 $C m o M y m P$ $C m o M y m P$
 $C m o m y m P$ $C m o m y m P$
 $C m o m y m P$

F_1 -Generation: Es ergeben sich 32 Kombinationen mit 8 äußerlich verschiedenen Phänotypen, im Zahlenverhältnis 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 3 : 1 : 1, nämlich

	Gelb wildfarb. schwarz- äugig	Zimt- gelb schwarz- äugig	Rötl. graugelb rot- äugig	Gelb rot- äugig	Glänzend- schwarz schwarz- äugig	Schokol- braun schwarz- äugig	Gelb- silbern rot- äugig	Weiß- gelb rot- äugig
Beobachtet	5	7	2	1	3	1	—	—
Berechnet	5,4	5,4	1,8	1,8	1,8	1,8	0,6	0,6

Und nun speziell die gelben Mäuse.

Wir erinnern uns, daß zuerst CUÉNOT zu dem Schluß gekommen ist, daß 1. Gelb sowohl über Grau, als über Schwarz, als über Braun dominiert, und daß 2. die gelben Mäuse nur heterozygotisch vorkommen. Zur Erklärung dieser letzteren Erscheinung nahm er an (S. 555—558), daß eine Repulsion zwischen gelben Gameten besteht, so daß es nie zu einer Befruchtung eines „gelben“ Eies durch ein „gelbes“ Spermatozoon kommt.

In Übereinstimmung mit HAGEDOORN bestreitet nun PLATE, daß die gelben Mäuse nie rein züchten. Er sagt, daß er zimtgelbe, rötlich-gelbe, gelbe und weißgelbe Mäusestämme besitze, welche völlig rein züchten. PLATE bestreitet auch, daß Gelb über die Pigmentfaktoren Grau, Schwarz, Braun dominant sei. CUÉNOT hat mit schwarzäugigen gelben Mäusen experimentiert und erhielt immer, wenn er sie untereinander kreuzte, neben gelben auch graue oder schwarze oder braune. Offenbar, sagt PLATE, bestand das CUÉNOTSche Material von gelben schwarzäugigen Mäusen aus jenen Sippen, die er (PLATE) als zimtgelbe ($C M o M y m P$), braungelbe ($C M o M y m p$) oder gelb-wildfarbige ($C M o M y M P$) bezeichnet. Wie aus diesen Formeln hervorgeht, müssen nach Kreuzung solcher

gelben, schwarzäugigen Sippen schwarze ($C Mo my M P$ oder $C Mo my M p$) oder schokoladebraune ($C Mo my m P$) auftreten, nämlich nach Kreuzung solcher gelber schwarzäugiger Sippen, bei denen das Gen My heterozygotisch mit my vorkommt.

PLATE beruft sich speziell auf das Resultat folgender Kreuzungsversuche.

Kreuzung von ♂ zimtgelb \times ♀ zimtgelb
 $CC Mo Mo My My m m P p$ $CC Mo Mo My My m m P p$

Beide Eltern sind also nur mit Bezug auf den Faktor P heterozygotisch, und die theoretische Erwartung ist die, daß lauter gelbe F_1 -Nachkommen entstehen und zwar zimtgelbe (mit dem Gen P) und braungelbe (mit dem Gen p) im Zahlenverhältnis von 3 : 1.

Tatsächlich erhielt PLATE 30 zimtgelbe und 11 braungelbe Junge.

Theoretische Erwartung: 30,75 „ „ 10,25 „ „

Die Eltern haben sich also mit Bezug auf gelb wirklich als reinerassig, homozygotisch erwiesen. Die obigen Formeln sind zutreffend.

Kreuzung von ♂ graugelb-rotäugig \times ♀ graugelb-rotäugig, ohne Rücksicht auf P oder p
 $CC mo mo My My M M$ $CC mo mo My My M M$

PLATE erhielt lauter graugelbe F_1 -Individuen, im ganzen 52 Exemplare. Also müssen beide Eltern, oder doch einer, mit Bezug auf die graugelbe Haarfarbe homozygotisch sein.

Kreuzung von ♂ gelb-rotäugig \times ♀ gelb-wildfarbig, schwarzäugig
 $CC mo mo My My m m P P$ $CC Mo mo My My M m P P$

Es müssen entstehen, wenn gelb-rotäugig nicht epistatisch ist zu gelb-wildfarbig, schwarzäugig:

1. Wildfarbige, 2. Rötlich-graugelbe, 3. Zimtgelbe und 4. Gelbe im Zahlenverhältnis von 1 : 1 : 1 : 1. Beobachtet wurden von 1. 1 Exemplar, von 2. 1 Exemplar, von 3. 1 Exemplar, von 4. 3 Exemplare.

Kreuzung von ♂ gelb \times ♀ glänzend-schwarz
 $CC mo mo My my m m P P$ \times $CC Mo mo my my M M P P$

Die theoretische Erwartung ist, wenn gelb nicht epistatisch zu schwarz ist, die folgende:

	1	gelb-wildfarbig;	1	rötlich-graugelb;	1	glänzend-schwarz;	1	gelbsilber.
Tatsächliches Resultat:	5	„	3	„	2	„	1	„
Berechnet:	2,75	„	2,75	„	2,75	„	2,75	„

Also ist, sagt PLATE, gelb nicht epistatisch über schwarz.

Kreuzung von ♂ zimtgelb \times ♀ gelb-wildfarbig
 $CC Mo Mo My My m m P P$ \times $CC Mo Mo My My M M P P$

Alle F_1 -Individuen, 15 der Zahl nach, wurden gelb-wildfarbig. Also ist wildfarbig epistatisch über zimtgelb und nicht umgekehrt.

Kreuzung von ♂ rötlich-graugelb \times ♀ gelb-wildfarbig
 $CC mo mo My My M M P P$ $CC Mo mo My My M M P P$

soll ergeben Wildfarbige zu Graugelben im Verhältnis von 1 : 1. Tatsächlich erhielt PLATE von jeder Sorte 2 Exemplare.

Inzwischen hat sich PLATE, so gut wie HAGEDOORN (siehe weiter unten), davon überzeugt, daß seine gelben Mäuse etwas ganz anderes sind als CUÉNOTS gelbe Mäuse (unsere Xx -Mäuse), deren Gelb epistatisch und immer heterozygotisch ist. Solche Xx -gelbe Mäuse waren unter seinen Versuchstieren überhaupt nicht vorhanden. Dadurch wird der stärkste

Widerspruch zwischen den Autoren vollkommen hinfällig, und es herrscht in der Hauptsache über die Farbenrassen der Mäuse volle Übereinstimmung.

PLATE konnte durchgehends die Erfahrung von der physiologischen Inferiorität mit Bezug auf seine gelben Mäuse bestätigen. „Meine eigenen Züchtungen zeigen mir immer wieder, daß die gelben Sorten weniger rasch wachsen, leichter erkranken und viel häufiger unfruchtbar sind als die wildfarbigen, schwarzen, braunen oder weißen. Unter 375 Paaren der verschiedensten Färbung, welche ich zur Fortpflanzung zusammensetzte, erwiesen sich 14 als unfruchtbar, und diese enthielten sämtlich mit einer Ausnahme je 1 (1mal) oder je 2 (12mal) gelbe Tiere (graugelbe, gelbe oder zimtgelbe). Die Ausnahme war ein Paar silberfarbiger. Bei den Paaren Graugelb \times Wildfarbig und Gelb \times Wildfarbig waren sicherlich die gelben Individuen die Ursache der Unfruchtbarkeit, denn diese habe ich bei den Wildfarbigen nie beobachtet.“

In seiner wichtigen zusammenfassenden Arbeit (1911), welche eine, von PLATE (1912) ziemlich stark beanstandete Farbentafel von 24 Farbentypen einfarbiger Mäuse enthält, werden von HAGEDOORN die verschiedenen, bei den Mäusen und anderen Nagern nachgewiesenen Farbgene auf Grund seiner eigenen, ausgedehnten Erfahrungen einläßlich diskutiert. In erster Linie muß erwähnt werden, daß sich nunmehr auch HAGEDOORN vollständig von der Richtigkeit der Beobachtungen über das epistatische, stets nur heterozygotisch vorkommende Gen X für gelbe Farbe überzeugt hat. Seine eigenen „gelben“ Mäuse haben mit diesem „Xanthogen“ nichts zu tun. HAGEDOORN kann nunmehr sagen, daß seine eigenen Resultate, soweit sie vergleichbar sind, diejenigen aller anderen Autoren bestätigen. Er hat selbst zwei neue Faktoren aufgefunden, die er mit B und F bezeichnet. HAGEDOORN hat seine Experimente 1902 in Holland begonnen und später, bis 1909, in Kalifornien fortgesetzt. Im ganzen hat er über sechstausend Tiere gezüchtet. Seine Abhandlung enthält auch genaue Angaben über die Herkunft seines Materials und über die Versuchstechnik.

HAGEDOORN hat aus seinen Protokollen das Gesamtresultat der Zuchten mit Bezug auf jeden einzelnen Faktor ausgezogen. Wir resumieren nachstehend diese Resultate.

Faktor C (HAGEDOORN A), Chromogen.

Kreuzung von C -Heterozygoten (Cc) mit Albinos (cc)

Nachkommenschaft: Total 704 Mäuse, wovon 340 farbig (Cc) und 364 albinotisch (cc).

Theoretische Voraussicht: 352 farbig (Cc) und 352 albinotisch (cc).

Faktor Ho (HAGEDOORN L), Homochromogen.

Kreuzung heterozygotisch einfarbiger Mäuse $HoHo$ mit gescheckten $ho ho$.

Nachkommenschaft: Total 247 Mäuse, wovon 116 einfarbig ($Ho ho$) und 131 gescheckt ($ho ho$).

Theoretische Voraussicht: 123,5 einfarbig ($Ho ho$) und 123,5 gescheckt ($ho ho$).

Faktor M (HAGEDOORN C), Melanogen.

Die Kreuzung eines Männchens No. 1 von hell Silbergrauer („dilute lilac“) Färbung mit einem Weibchen No. 2 von der Differentialformel $C Ph m p Mo my$, verwaschen braun, „silverfawn“, ergab lauter Mäuse von der Differentialformel $C Ph M p Mo my$, d. h. blaue Mäuse. Es geht daraus hervor, daß das Männchen No. 1 mit Bezug auf M homozygotisch war und die Formel $CC Ph Ph M M p p mo mo my my$ führte.

Dasselbe No. 1 Männchen $CC Ph Ph M M p p mo mo my my$ wurde mit zwei Weibchen von der Differentialformel $C Ph m P mo my$ (weißgelb, champagne, café au lait) gekreuzt. Die Nachkommenschaft bestand ausschließlich aus lila Mäusen von der Formel $C Ph M P mo my$. Damit hat sich das Männchen No. 1 wiederum als mit Bezug auf M homozygotisch erwiesen.

Eine Schwester von Männchen No. 1 hat sich bei der Kreuzungsanalyse als mit Bezug auf M heterozygotisch erwiesen. Gepaart mit einem verwaschen braunen (silverfawn) Männchen von der Formel $C Ph m p Mo my$ zeugte sie in zwei Würfen 5 blaue Mäuse $C Ph M p Mo my$ und 7 silverfawn $C Ph m p Mo my$. Sie hatte die Formel $CC Ph Ph M m p p mo mo my my$.

Ein drittes Männchen von der als „silverfawn“ bezeichneten Färbung hatte offenbar die Konstitution $CC Ph Ph m m p p mo mo my my$. Denn mit zwei silverfawn-farbigen Weibchen von der Konstitution $C Ph m p Mo my$ gekreuzt, zeugte es in drei Würfen lauter silverfawn-farbige Kinder, $C Ph m p Mo my$. Der Faktor M fehlte beim Vater homozygotisch: mm .

HAGEDOORN hat alle seine Versuche zusammengefaßt, in denen er Mm mit mm kreuzte. Er bekam im ganzen 579 Junge, von denen 298 Mm und 281 mm waren; theoretisch 289,5 Mm und 289,5 mm .

Faktor P (HAGEDOORN u. a. D), Pyknogen.

Ein Faktor, welcher das Pigment konzentriert. Sein Fehlen („Dilution-factor“) bedingt Schwächung, Verdünnung des Pigments.

Unter 366 jungen Mäusen, welche HAGEDOORN aus der Kreuzung von Pp mit pp erhalten hat, waren 172 Pp , 194 pp ; theoretische Erwartung 183 : 183.

Faktor Mo (HAGEDOORN E), Melanophthalmogen.

Die $Mo Mo$ - und $Mo mo$ -Formen sind schwarzäugig, die $mo mo$ -Formen rotäugig.

HAGEDOORN erhielt aus der Kreuzung von $Mo mo$ mit $mo mo$ im ganzen 287 Junge, von denen 133 schwarzäugig und 154 rotäugig waren. Theoretische Erwartung 143,5 : 143,5.

Faktor F, ein nur von HAGEDOORN studierter Faktor.

ff -Tiere unterscheiden sich in den ersten Wochen nach der Geburt nicht von $F/-$ oder FF -Tieren. Erst bei der Mauserung (nach ca. neun Wochen) erscheint das neue Haarkleid durchstreut mit weißen Haaren, welche bisweilen gleichmäßig verteilt, bisweilen aber auf Platten auf dem Rücken und an den Seiten beschränkt sind.

Von 31 Jungen aus der Kreuzung von Ff mit ff blieben nach HAGEDOORN 18 gleichmäßig einfarbig (Ff) und 13 wurden weiß gestrichelt (ff). Theoretische Erwartung 15,5 : 15,5.

Faktor My (HAGEDOORN G), Myochrogen, Sprenkelungsfaktor.

Unter den Mäusezuchten von HAGEDOORN gab es im ganzen 100 Würfe von Elternpaaren, wo der eine Elter $My my$ und der andere $my my$ war. Von den insgesamt 409 Jungen waren 212 $My my$ und 197 $my my$. Theoretische Erwartung 204,5 : 204,5.

Faktor *H*. Von PLATE¹⁾ und HAGEDOORN studiert (nicht unser *Ho*).

H ist ein Intensitätsfaktor, daher sehen die *h*-Formen matter aus und, da das Gelb mehr zurücktritt, auch dunkler (PLATE). Das Haarkleid der *h*-Formen ist matter, weniger glänzend als das der *H*-Formen. Der Bauch ist bei einigen *hh*-Kombinationen heller. Der Unterschied zwischen *H*- und *h*-Färbung ist besonders deutlich bei wildgrauen und braunen Typen. *Hh* und *HH* sind ununterscheidbar. *h*-Formen haben bei einer gewissen Beleuchtung oft rubinfarbige („ruby“) Augen (HAGEDOORN).

HAGEDOORN erhielt aus der Kreuzung von *Hh* mit *hh* im ganzen 109 Junge, von denen 51 *Hh* und 58 *hh* waren. Theoretische Erwartung 54,5 : 54,5.

Faktor *Ph* (HAGEDOORN *B*) Phaiogen.

Dieser Faktor ist zwar von anderen Forschern schon angenommen, aber, wie HAGEDOORN sagt, zuerst von ihm wirklich studiert worden, weil er allein mit einer Mutation operieren konnte (siehe Art. VIII, S. 484), bei welcher er ausgefallen war. Alle Mäuse ohne *Ph* zeigen irgendeine Nuance von Gelb. Die Nuance hängt davon ab, mit was für anderen Faktoren *Ph* vergesellschaftet ist, namentlich von der Gegenwart von *M* und *My*. Der Faktor *Ph* ruft vielleicht von allen Farbfaktoren den größten Unterschied hervor. Er bedingt den Unterschied zwischen Schwarz (*C Ph M P Mo my*) und Schildpatt (*C ph M P Mo my*), zwischen Wildgrau (*C Ph M P Mo My*) und Gelbgrau (*C ph M P Mo My*) und zwischen Schokoladebraun (*C Ph m P Mo my*) und Orange (*C ph m P Mo my*).

Die früher von HAGEDOORN bearbeiteten gelben Mäuse hatten das Gelb, das durch das Fehlen von *Ph* (und *M*) hervorgerufen wird. Daher die Verwechslung mit den *X*-gelben CUÉNOTS.

Ph mit *C* gibt Braun. Die Nuance von Braun hängt davon ab, ob alle die vier Faktoren *P*, *Mo*, *F* und *H* zugleich vorhanden sind, oder ob einer oder mehrere dieser Faktoren fehlen.

HAGEDOORN hat alle diejenigen von seinen Versuchen zusammengestellt, bei denen eine Maus mit heterozygotischem Phaiogen (*Ph ph*) mit einer gelben Maus ohne jegliches Phaiogen (*ph ph*) gepaart wurde.

Unter 223 Jungen waren 116 nicht-gelb (*Ph ph*) und 107 gelb (*ph ph*). Theoretisches Zahlenverhältnis 111,5 : 111,5.

HAGEDOORNs im Jahre 1911 veröffentlichte Arbeit enthält eine

Tabellarische Zusammenfassung seiner Versuchsergebnisse über die unabhängige Vererbung verschiedener Gene bei der Hausmaus.

A. Unabhängige Vererbung der Gene *C* (Chromogen) und *Ph* (Phaiogen).

Wir lassen bei dieser Versuchsgruppe in den Formeln die Symbole *F*, *H*, *Ho*, *Mo* und *P* weg. Alle Versuchstiere besitzen diese Faktoren homozyg dominant. Die Farbigen sind alle einfarbig, intensivfarbig und schwarzäugig. Sie sind alle $\pi\pi$.

¹⁾ HAGEDOORN nimmt an, daß sein Faktor *H* dem PLATESchen Faktor *D* (S. 536) entspricht, den wir mit unserem Faktor *P* identifiziert haben.

I. Kreuzung von

braun (schokolade) mit $Cc Ph ph$ und albinoweiß (kryptomer orange)

$Cc Ph ph mm mymy$ × $cc ph ph mm mymy$

25 Würfe.

Empirisches Resultat: 30 braun $C Ph$, 26 orange $C ph$ und 56 Albinos $c Ph$ und $c ph$
Theoretische Erwartung: 28 „ „ 28 „ „ 56 „ „ „

II. Kreuzung von

wildgrau (agouti) mit $Cc Ph ph$ und albinoweiß (kryptomer gelb-wildgrau, yellow agouti)

$Cc Ph ph MM MyMy$ × $cc ph ph MM MyMy$

17 Würfe.

Empirisches Resultat: 19 wildgrau $C Ph$, 15 gelb-wildgrau $C ph$ und 39 albinoweiß $c Ph$ und $c ph$
Theoretische Erwartung: 18,25 „ „ 18,25 „ „ 36,5 „ „ „

B. Gegenseitige Unabhängigkeit der Gene C (Chromogen) und M (Melanogen).

Bei allen Versuchstieren kommen die Gene F, H, Ho, Mo, P, x homozyg vor. Sie werden deshalb aus den Formeln weggelassen.

III. Kreuzung von

schwarz (mit Cc und Mm) und Albinos (mit kryptomer braun)

$Cc Ph Ph Mm mymy$ × $cc Ph Ph mm mymy$

34 Würfe.

Tatsächliches Resultat: 32 schwarz CM , 41 braun Cm und 76 Albinos, cM und cm
Theoretische Erwartung: 37,25 „ „ 37,25 „ „ 74,5 „ „ „

IV. Kreuzung von

wildgrau (agouti) mit Cc und Mm und Albinos mit kryptomer zimtgrau (cinnamon)

$Cc Ph Ph Mm MyMy$ × $cc Ph Ph mm MyMy$

13 Würfe.

Tatsächliches Resultat: 17 wildgrau CM , 16 zimtgrau Cm , 28 Albinos cM und cm
Theoretische Erwartung: 15,25 „ „ 15,25 „ „ 30,5 „ „ „

C. Gegenseitige Unabhängigkeit der Gene C (Chromogen) und P (Pyknogen).

Bei allen Tieren dieser Versuchsgruppe sind die Gene Ph, Mo, F, H, Ho und x homozyg vertreten und in den Differentialformeln nicht erwähnt.

V. Kreuzung von

schwarz (mit Cc und Pp) und Albinos (kryptomer blau)

$Cc MM Pp mymy$ × $cc MM pp mymy$

11 Würfe.

Tatsächliches Resultat: 12 schwarz CP , 14 blau Cp , 28 Albinos, cP und cp
Theoretische Erwartung: 13,5 „ „ 13,5 „ „ 27 „ „ „

VI. Kreuzung von

zimtgrau (mit Cc und Pp) und Albinos (die kryptomer blau)

$Cc mm Pp MyMy$ × $cc MM pp mymy$

14 Würfe.

Tatsächliches Resultat: 12 wildgrau CP , 17 blau-wildgrau Cp und 28 Albinos cP und cp .
Theoretische Erwartung: 14,25 „ „ 14,25 „ „ 28,5 „ „ „

D. Gegenseitige Unabhängigkeit der Gene *C* (Chromogen) und *My* (Myochrogen).

Bei allen Tieren dieser Versuchsgruppe kommen die Faktoren *M*, *P*, *Mo*, *F*, *H*, *Ho*, *x* homozygotisch vor, weshalb sie in den Differenzformeln nicht erwähnt sind.

VII. Kreuzung von

wildgrau (agouti, mit *Cc* und *MyMy*) und Albinos (mit kryptomer schwarz)

$$\frac{Cc Ph Ph My My}{\times} \frac{cc Ph Ph my my}{}$$

46 Würfe.

Tatsächliches Resultat: 62 wildgrau *CMy*, 51 schwarz *Cmy*, und 114 Albinos, *cMy* und *cmy*.

Theoretische Erwartung: 56,75 „ „ 56,75 „ „ 113,5 „ „ „ „

VIII. Kreuzung von

gelb-wildgrau (mit *Cc* und *My my*) und Albinos (mit kryptomer schwarz)

$$\frac{Cc ph ph My my}{\times} \frac{cc Ph Ph my my}{}$$

3 Würfe.

Tatsächliches Resultat: 4 wildgrau *CMy*, 4 schwarz *Cmy*, 9 Albinos *cMy* und *cmy*

Theoretische Erwartung: 4,25 „ „ 4,25 „ „ 9,5 „ „ „ „

E. Gegenseitige Unabhängigkeit der Faktoren *C* (Chromogen) und *Ho* (Homochromogen).

Bei allen Tieren dieser Versuchsgruppe kommen die Gene *Ph*, *P*, *Mo*, *F*, *H* und *x* homozygotisch vor und werden deshalb in den Formeln nicht angeführt.

IX. Kreuzung von

braun (mit *Cc* und *Ho ho*) und Albinos (mit kryptomerer Schwarzscheckigkeit)

$$\frac{Cc mm my my Ho ho}{\times} \frac{cc MM my my ho ho}{}$$

9 Würfe.

Tatsächliches Ergebnis:	}	10	einfarbig	schwarz	<i>CHo</i> ,	8	schwarz-scheckig	<i>Cho</i>	und	22	Albinos	<i>CHo</i>	und	<i>cho</i>
Theoretische Voraussicht:		10	„	„	„	10	„	„	„	20	„	„	„	„

X. Kreuzung von

wildgrau (mit *Cc* und *Ho ho*) und Albinos (mit kryptomerer Wildgrauscheckigkeit)

$$\frac{Cc MM My My Ho ho}{\times} \frac{cc MM My My ho ho}{}$$

16 Würfe.

Tatsächliches Ergebnis:	}	22	einfarbig-wildgrau	<i>CHo</i> ,	18	wildgraue	Schecke	<i>Cho</i>	und	36	Albinos	<i>cHo</i>	und	<i>cho</i>
Theoretische Voraussicht:		19	„	„	„	19	„	„	„	38	„	„	„	„

F. Gegenseitige Unabhängigkeit der Faktoren *Ph* (Phaiogen) und *M* (Melanogen).

Bei allen Tieren dieser Versuchsgruppe kommen die Gene *C*, *P*, *Mo*, *F*, *H*, *Ho*, *x* homozygotisch vor; sie werden deshalb in den Differentialformeln nicht angeführt.

XI. Kreuzung von

Ph ph- und *M m*-Schwarz und Orange

$$\frac{Ph ph M m my my}{\times} \frac{ph ph mm my my}{}$$

10 Würfe.

Tatsächliches Resultat:	}	9	schwarz	<i>PhM</i> ,	10	schildpatt	<i>phM</i> ,	13	braun (schokol.)	<i>Phm</i>	und	8	orange	<i>phm</i>
Theoretische Voraussicht:		10	„	„	10	„	„	10	„	„	10	„	„	„

XII. Kreuzung von

Ph ph- und M m-wildgrau („agouti“) mit hellorange

$$Phph\ Mm\ MyMy \quad \times \quad phph\ mm\ MyMy$$

6 Würfe.

Tatsächliches	}	6 wildgrau <i>Ph M</i> , 8 gelb-wildgrau <i>Ph m</i> , 4 schildpatt <i>ph M</i> und 9 hellorange <i>ph m</i>									
Resultat:											
Theoretische	}										
Erwartung:		6,75 " " 6,75 " " 6,75 " " 6,75 " "									

G. Gegenseitige Unabhängigkeit der Faktoren Ph (Phaiogen) und P (Pyknogen).

Gemeinsam sind allen Versuchstieren die homozygen Gene C , M , Mo , F , H , Ho und x .

XIII. Kreuzung von

Ph ph- und *P p*-schwarz mit abgeschwächt („dilute“) schildpatt („tortoise“)

$$Phph\ Pp\ mymy \quad \times \quad phph\ pp\ mymy$$

2 Würfe.

Tatsächliches	}	1 schwarz PhP , 4 blau Php , 2 schildp. phP und 1 verdünnt schildp. („dilute tortoise“) php															
Ergebnis:																	
Theoretische																	
Erwartung:	}	2	„	„	2	„	„	2	„	„	„	2	„	„	„	„	„

H. Gegenseitige Unabhängigkeit der Faktoren Ph (Phaiogen) und My (Myochrogen).

Allen Versuchstieren sind gemeinsam die homozygotischen Faktoren C, M, P, Mo, F, H, Ho und x .

XIV. Kreuzung von

Ph ph- und My my-wildgrau mit schildpatt („tortoise“)

$$Ph\ ph\ My\ my \quad \times \quad ph\ ph\ my\ my$$

5 Würfe.

Tatsächliches	}	6 wildgrau <i>Ph My</i> , 4 gelb-wildgrau <i>ph My</i> , 6 schwarz <i>Ph my</i> und 7 schildpatt <i>ph my</i>										
Ergebnis:												
Theoretische	}											
Erwartung:		5,75	„	„	5,75	„	„	5,75	„	„	5,75	„

J. Gegenseitige Unabhängigkeit der Faktoren *M* (Melanogen) und *P* (Pyknogen).

Allen Versuchstieren gemeinsam sind die homozygotischen Gene *C*, *Ph*, *Mo*, *F*, *H*, *x*.

XV. Kreuzung von

M m- und *P p*-schwarz mit verwaschen braun (silverfawn)

$$M m P p m y m y H o H o \quad \times \quad m m p p m y m y H o H o$$

28 Würfe.

Tatsächliches	}	36 schwarz <i>MP</i> , 27 blau <i>Mp</i> , 32 braun <i>mP</i> und 36 verwaschen braun (rehf., silverfawn)											
Resultat:													
Theoretische	}	32,75 „ „ 32,75 „ „ 32,75 „ „ „ 32,75 „ „ „ „											
Erwartung:													

XVI. Kreuzung von

M m- und *P p*-wildgrau mit verwaschen braun-gescheckt
 $\frac{M m P p M y M y H o H o}{M m P p M y M y H o H o} \times \frac{m m p p m y m y h o h o}{m m p p m y m y h o h o}$

7 Würfe.

Tatsächliches Resultat: 7 wildgrau *M P*, 10 verdünnt-wildgrau *M p*, 11 zimtgrau *m P*, 10 verdünnt-zimtgrau *m p*
 Theoretische Erwartung: 9,5 „ „ 9,5 „ „ 9,5 „ „ 9,5 „ „ „

K. Gegenseitige Unabhängigkeit der Faktoren *M* (Melanogen) und *Mo* (Melanophthalmogen).

Alle Tiere dieser Versuchsgruppe besitzen homozygotisch die Faktoren *C*, *Ph*, *P*, *F*, *H*, *Ho*, *x*.

XVII. Kreuzung von

M m- und *Mo mo*-schwarz mit weißgelb (champagne, café au lait)
 $\frac{M m M o m o m y m y}{M m M o m o m y m y} \times \frac{m m m o m o m y m y}{m m m o m o m y m y}$

7 Würfe.

Tatsächliches Resultat: 8 schwarz *M Mo*, 6 braun *m Mo*, 9 lila *M mo* und 8 weißgelb *m mo*
 Theoretische Erwartung: 7,75 „ „ 7,75 „ „ 7,75 „ „ 7,75 „ „

XVIII. Kreuzung von

M m- und *Mo mo*-wildgrau mit weißgelb (champagne)
 $\frac{M m M o m o M y M y}{M m M o m o M y M y} \times \frac{m m m o m o m y m y}{m m m o m o m y m y}$

4 Würfe.

Tatsächliches Ergebnis: 3 wildgr. *M Mo*, 6 zimtgr. *m Mo*, 6 rotäugig-wildgr. *M mo* und 4 rotäugig-zimtgr. *m mo*
 Theoretische Erwartung: 4,75 „ „ 4,75 „ „ 4,75 „ „ 4,75 „ „

L. Gegenseitige Unabhängigkeit der Faktoren *M* (Melanogen) und *F* (siehe S. 544).

Gemeinsam sind den Tieren dieses Versuches die homozygotisch vorhandenen Faktoren *C*, *Ph*, *P*, *Mo*, *my*, *H*, *Ho* und *x*.

XIX. Kreuzung von

M m- und *F f*-schwarz mit silberbraun („silvered chocolate“)

2 Würfe.

Tatsächliches Resultat: 0 schwarz *M F*, 3 braun *m F*, 3 silberschwarz („silvered black“) *M f* und 1 silberbr. *m f*
 Theoretische Erwartung: 1,75 „ „ 1,75 „ „ 1,75 „ „ 1,75 „ „

M. Gegenseitige Unabhängigkeit der Faktoren *M* (Melanogen) und *My* (Myochrogen).

Bei allen Tieren dieser Versuchsgruppe sind die Faktoren *C*, *Ph*, *Mo*, *F*, *H*, *Ho* und *x* homozygotisch vorhanden.

XX. Kreuzung von

M m- und *My my*-wildgrau mit braun
 $\frac{M m P P M y m y}{M m P P M y m y} \times \frac{m m P P m y m y}{m m P P m y m y}$

23 Würfe.

Tatsächliches Ergebnis: 22 wildgrau *M My*, 26 zimtgrau *m My*, 20 schwarz *M my* und 27 braun *m my*
 Theoretische Erwartung: 23,75 „ „ 23,75 „ „ 23,75 „ „ 23,75 „ „

XXI. Kreuzung von

verdünnt („dilute“) wildgrau (mit heterozyg. Mm und $My my$) und verwaschen braun (rehfarbig)

$Mm\ p\ p\ My\ my$		\times		$mm\ p\ p\ my\ my$																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																					
--------------------	--	----------	--	--------------------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--

N. Gegenseitige Unabhängigkeit der Faktoren M (Melanogen) und H (siehe S. 545).

Alle Versuchstiere enthalten homozygotisch $C, Ph, P, Mo, F, my, Ho, x$.

XXII. Kreuzung von

Mm - und Hh -schwarz mit verblaßt („fade“) braun

7 Würfe.		$Mm Hh$		\times	$mm hh$				
Tatsächliches	Ergebnis:	9 vollschwarz MH , 5 vollbr. mH , 7 verblaßt („fade“) schwarz Mh u. 8 verblaßt br. mh							
Theoretische									
Erwartung:		7,25	„	„	7,25	„	„	7,25	„

O. Gegenseitige Unabhängigkeit der Gene M und Ho (Homochromogen).

Bei allen Tieren dieser Zuchtgruppe kommen folgende Faktoren homozygotisch vor: C, Ph, Mo, F, H, x .

XXIII. Kreuzung von

Mm - und $Ho ho$ -schwarz mit verwaschen braun („silverfawn“) scheckig

$Mm P P my my Ho ho$				\times	$mm p p my my ho ho$			
11 Würfe.								
Tatsächliches	} Resultat:	10 einfarbig-schwarz MHo , 17 schwarz-gesch. Mho , 9 einfarbig-br. mHo , 14 braunsch. mho						
Theoretische		12,5 „ „ „ 12,5 „ „ „ 12,5 „ „ „ 12,5 „ „						
Erwartung:								

XXIV. Kreuzung von

Mm - und $Ho ho$ -wildgrau mit verwaschen braunem Scheck

		$Mm P P My My Ho ho$		\times		$mm p p my my ho ho$	
5 Würfe.							
Tatsächliches	} Resultat:	4 einfarb.-wildgr. MHo , 7 einfarb.-zimtgr. mHo , 5 wildgr.-gesch. Mho , 5 zimtgr.-gesch. mho					
Theoretische		5,25 „ „ „ 5,25 „ „ „ 5,25 „ „ „ 5,25 „ „ „					
Erwartung:							

P. Gegenseitige Unabhängigkeit der Gene P (Pyknogen) und Mo (Melanophthalmogen).

Bei allen Versuchstieren kommen homozygotisch die Faktoren C, Ph, M, F, my, Ho, H und x vor.

XXV. Kreuzung von

Pp - und $Mo mo$ -schwarz mit verdünnt-lila („dilute lilac“)

	$Pp\ Mo\ mo$		\times	$p\ p\ mo\ mo$		
6 Würfe.						
Tatsächliches Ergebnis:	5 schwarz $P Mo$,	7 blau $p Mo$,	6 lila $P mo$,	?	verdünnt-lila $p mo$	
Theoretische Voraussicht:	6 „ „	6 „ „	6 „ „	„ „	„ „	„ „

¹⁾ Fehlt die Zahl.

Q. Gegenseitige Unabhängigkeit der Faktoren *P* (Pyknogen) und *My* (Myochrogen).

Bei allen Versuchstieren kommen die Gene *C*, *Ph*, *M*, *Mo*, *F*, *H*, *Ho* und *x* homozygotisch vor.

XXVI. Kreuzung von

$$\frac{Pp\text{- und } My\text{-}my\text{-wildgrau mit blau}}{Pp\text{-}Mymy \times pp\text{-}mymy}$$

13 Würfe.

Tatsächliches Ergebnis: 15 wildgrau *PMy*, 17 schwarz *Pmy*, 15 verdünnt-wildgrau *pMy*, 17 blau *pmy*
Theoretische Erwartung: 16 „ „ 16 „ „ 16 „ „ 16 „ „

R. Gegenseitige Unabhängigkeit der Faktoren *P* (Pyknogen) und *H* (siehe S. 545).

Bei allen Versuchstieren sind homozygotisch vorhanden *C*, *Ph*, *M*, *Mo*, *F*, *my*, *Ho* und *x*.

XXVII. Kreuzung von

$$\frac{Pp\text{- und } Hh\text{-schwarz mit verblaßt („fade“) blau}}{MM\text{-}Pp\text{-}Hh \times MM\text{-}pp\text{-}hh}$$

10 Würfe.

Tatsächliches Ergebnis: } 12 ganz schwarz *PH*, 14 kräftig-bl. *pH*, 16 verbl., matt („fade“) schwarz *Ph*, 13 mattbl. *ph*
Theoretische Erwartung: } 13,75 „ „ 13,75 „ „ 13,75 „ „ 13,75 „ „

XXVIII. Kreuzung von

$$\frac{Pp\text{- und } Hh\text{-braun mit abgeblaßt („fade“) verwaschen braun („silver-fawn“)}}{mm\text{-}Pp\text{-}Hh \times mm\text{-}pp\text{-}hh}$$

2 Würfe.

Tatsächliches Ergebnis: } 2 kräftig-br. *PH*, 4 kräftig-„silverfawn“ *pH*, 2 abgebl.-br. *Ph*, 1 abgebl.-„silverfawn“ *ph*
Theoretische Erwartung: } 2,25 „ „ 2,25 „ „ 2,25 „ „ 2,25 „ „

S. Gegenseitige Unabhängigkeit der Gene *P* (Pyknogen) und *F* (siehe S. 544).

Bei allen Versuchstieren sind homozygotisch vorhanden die Faktoren *C*, *Ph*, *M*, *Mo*, *my*, *H*, *Ho* und *x*.

XXIX. Kreuzung von

$$\frac{Pp\text{- und } Ff\text{-schwarz mit „silvered“ blau}}{Pp\text{-}Ff \times pp\text{-}ff}$$

1 Wurf.

Tatsächliches Ergebnis: 1 schwarz *PF*, 0 blau *pF*, 2 „silvered“ schwarz *Pf*, 1 „silvered“ blau *pf*
Theoretische Erwartung: 1 „ „ 1 „ „ 1 „ „ 1 „ „

T. Gegenseitige Unabhängigkeit der Faktoren *P* (Pyknogen) und *Ho* (Homochromogen).

Bei allen Versuchstieren sind homozygotisch vorhanden die Faktoren *C*, *Ph*, *Mo*, *F*, *my*, *H* und *x*.

XXX. Kreuzung von

P p- und *Ho ho*-braun mit „silverfawn“-Scheck
 $\frac{mm P p Ho ho \quad \times \quad mm p p ho ho}{}$

9 Würfe.

Tatsächliches Ergebnis: } 12 einf.-braun *P Ho*, 8 einf.-„silverf.“ *p Ho*, 11 braunsch. *P ho*, 11 „silverf.“-scheckig *p ho*
 Theoretische Erwartung: } 10,5 „ „ „ 10,5 „ „ „ 10,5 „ „ „ 10,5 „ „ „

XXXI. Kreuzung von

P p- und *Ho ho*-schwarz mit blau-scheckig
 $\frac{MM P p Ho ho \quad \times \quad MM p p ho ho}{}$

4 Würfe.

Tatsächliches Ergebnis: } 6 einfarbig-schwarz *P Ho*, 6 einfarbig-blau *p Ho*, 4 schwarzsch. *P ho*, 5 blausch. *p ho*
 Theoretische Erwartung: } 5,25 „ „ „ 5,25 „ „ „ 5,25 „ „ „ 5,25 „ „

U. Gegenseitige Unabhängigkeit der Faktoren *Mo* (Melanophthalmo-
 gen) und *My* (Myochrogen).

Bei allen Versuchstieren sind homozygotisch vorhanden die Faktoren *C*, *Ph*, *P*, *F*, *H* und *x*.

XXXII. Kreuzung von

Mo mo- und *My my*-wildbraun mit lila
 $\frac{MM Mo mo My my Ho ho \quad \times \quad MM mo mo my my Ho ho}{}$

14 Würfe.

Tatsächliches Ergebnis: 17 wildgr. *Mo My*, 18 schwarz *Mo my*, 14 rotäugig-wildgr. *mo My*, 16 lila *mo my*
 Theoretische Erwartung: 16,25 „ „ 16,25 „ „ 16,25 „ „ 16,25 „ „

XXXIII. Kreuzung von

Mo mo- und *My my*-zimtgrau mit champagne
 $\frac{mm Mo mo My my Ho Ho \quad \times \quad mm mo mo my my Ho Ho}{}$

3 Würfe.

Tatsächliches Resultat: } 2 zimtgr. *Mo My*, 6 braun *Mo my*, 5 rotäugig-zimtgr. *mo My*, 4 champ.-(rotäugig) *mo my*
 Theoretische Erwartung: } 4,25 „ „ 4,25 „ „ 4,25 „ „ 4,25 „ „

V. Gegenseitige Unabhängigkeit der Faktoren *Mo* (Melanophthalmo-
 gen) und *H* (siehe S. 545).

Bei allen Versuchstieren sind homozygotisch vorhanden die Faktoren *C*, *Ph*, *M*, *P*, *F*, *my*, *Ho*, *x*.

XXXIV. Kreuzung von

Mo mo- und *H h*-schwarz mit *h h*-lila
 $\frac{Mo mo H h \quad \times \quad mo mo h h}{}$

3 Würfe.

Tatsächliches Ergebnis: 5 schwarz *Mo H*, 5 verblaßt-schwarz *Mo h*, 4 lila *mo H*, 4 verblaßt-lila *mo h*
 Theoretische Erwartung: 4,5 „ „ 4,5 „ „ 4,5 „ „ 4,5 „ „

W. Gegenseitige Unabhängigkeit der Faktoren *F* (siehe S. 544) und *My*
 (Myochrogen).

Bei allen Versuchstieren kommen homozygotisch vor die Faktoren *C*, *Ph*, *M*, *P*, *Mo*, *H*, *Ho* und *x*.

XXXV. Kreuzung von

Ff- und *My my*-wildgrau mit „silvered“ schwarz
 $\frac{Ff My my}{Ff My my} \times \frac{ff my my}{ff my my}$

2 Würfe.

Tatsächliches Resultat: } 3 wildgrau *FMy*, 1 schwarz *Fmy*, 2 „silvered“ wildgrau *fMy*, 5 „silvered“ schwarz *fmy*
 Theoretische Erwartung: } 2,75 „ „ 2,75 „ „ 2,75 „ „ 2,75 „ „ „

X. Gegenseitige Unabhängigkeit der Faktoren *My* (Myochrogen) und *H* (siehe S. 545).

Bei allen Versuchstieren kommen homozygotisch vor die Faktoren: *C*, *Ph*, *M*, *P*, *Mo*, *F*, *Ho* und α .

XXXVI. Kreuzung von

My my- und *H h*-wildgrau mit verblaßt („fade“) schwarz
 $\frac{My my H h}{My my H h} \times \frac{my my h h}{my my h h}$

14 Würfe.

Tatsächliches Resultat: } 12 wildgr. *MyH*, 15 verblaßt-wildgr. *Myh*, 16 schwarz *myH*, 15 verblaßt-schwarz *myh*
 Theoretische Erwartung: } 14,5 „ „ 14,5 „ „ 14,5 „ „ 14,5 „ „ „

Y. Gegenseitige Unabhängigkeit der Faktoren *My* (Myochrogen) und *Ho* (Homochromogen).

Bei allen Versuchstieren kommen homozygotisch vor die Faktoren: *C*, *M*, *P*, *Mo*, *F*, *H* und α .

XXXVII. Kreuzung von

My my- und *Ho ho*-gelbgrau mit orange-scheckig
 $\frac{ph ph My my Ho ho}{ph ph My my Ho ho} \times \frac{ph ph my my ho ho}{ph ph my my ho ho}$

4 Würfe.

Tatsächliches Resultat: 8 einfarbig-gelbgrau *MyHo*, 4 einfarbig-orange *myHo*, 7 gelbgrau-gescheckt *Myho*, 4 orange-gescheckt *myho*,
 Theoretische Erwartung: 5,75 einfarbig-gelbgrau *MyHo*, 5,75 einfarbig-orange *myHo*, 5,75 gelbgrau-gescheckt *Myho*, 5,75 orange-gescheckt *myho*.

XXXVIII. Kreuzung von

My my- und *Ho ho*-wildgrau mit schwarz-gescheckt
 $\frac{Ph Ph My my Ho ho}{Ph Ph My my Ho ho} \times \frac{Ph Ph my my ho ho}{Ph Ph my my ho ho}$

17 Würfe.

Tatsächliches Resultat: 16 einfarbig-wildgrau *MyHo*, 15 einfarbig-schwarz *myHo*, 13 wildgrau-gescheckt *Myho*, 18 schwarz-gescheckt *myho*,
 Theoretische Erwartung: 15,5 einfarbig-wildgrau *MyHo*, 15,5 einfarbig-schwarz *myHo*, 15,5 wildgrau-gescheckt *Myho*, 15,5 schwarz-gescheckt *myho*.

VIII. Die Xx -gelben Mäuse, deren Gelbfaktor (das Xanthogen) epistatisch (dominant) ist und stets nur heterozygotisch vorkommt. Cuénot, Castle and Little, Miß Durham, Little. Erklärungsversuche der Vererbungserscheinungen. Repulsion von Gameten. Frage der Reinheit der Gameten. Frage der Degeneration der Homozygoten. Cuénot, Castle, Wilson, Morgan, Miß Durham.

Die gelben Mäuse wollen wir separat behandeln, da sie sich durch einige auffällige Eigentümlichkeiten auszeichnen, deren Kenntnis wir namentlich Cuénot 1905, ⁴ u. 1908, ⁶ verdanken.

Gelbe Mäuse kommen offenbar gelegentlich auch wild vor, ebenso wie graue mit weißem Bauch und vielleicht andere Farbenvarietäten der Züchter. Die gelbe Farbe zeigt beträchtliche Variationen, die nach CUÉNOT nicht erblich sind, was immerhin noch durch weitere Untersuchungen sicher festgestellt werden müßte. Wir müssen auf eine Besprechung dieser Variationen verzichten.

Die häufigste Farbe ist nach CUÉNOT ein warmes Orangegelb. Die Augen der gewöhnlichen gelben Mäuse sind schwarz; Schwanz und Schnauzenspitze sind rosig-weiß; der Bauch ganz weiß oder verwaschen gelblichweiß. Die Tiere sind auffällig kräftig, lebhaft und nervös („farouches“) und dem Anscheine nach wenig fruchtbar.

CUÉNOT erhielt eine Anzahl gelber Mäuse bei der Zucht von Albinos und konstatierte, wie schon andere vor ihm, daß Gelb über alle anderen Farben dominiert. Er benutzte nun zunächst die ihm zur Verfügung stehenden heterozygotischen Gelben (mit dem hypostatischen Faktor Grau My) und gelangt zur Überzeugung, daß sich Gelb, wie irgendein MENDELSches Gen, frei und beliebig kombiniert. Allein er wollte, zur Vereinfachung seiner Kreuzungsversuche, doch eine reine Rasse züchten, überzeugte sich aber bald, daß dies nicht möglich ist, und daß gelbe Mäuse tatsächlich nur heterozygotisch vorkommen. Folgendes war seine durch theoretische Gesichtspunkte geleitete experimentelle Beweisführung.

Kreuzt man gelbe Heterozygoten miteinander, so müßte ein Viertel der Nachkommen gelbe Homozygoten sein, nach folgender Aufstellung:

P_1 (gelb heterozygotisch mit dem latenten Grau):
 $CXMy \times CXMy$ (gelb, heterozygotisch mit latentem Grau)
 sollte ergeben, wenn X und My als Allelomorpha betrachtet werden:

$$\frac{1}{4} CX \quad + \quad \frac{2}{4} CXMy \quad + \quad \frac{1}{4} CMy$$

= gelbe Homozygoten gelbe Heterozygoten graue Homozygoten.

Die gelben Homozygoten kann man nur durch die Kreuzungsreaktionen von den gelben Heterozygoten unterscheiden. In der Tat müßten nicht nur die Homozygoten miteinander gekreuzt immer nur ausschließlich wieder gelbe Homozygoten ergeben, sondern es müßten homozygotisch Gelbe gekreuzt mit heterozygotisch Gelben immer nur ausschließlich gelbe Junge erzeugen (die eine Hälfte gelbe Homozygoten, die andere Hälfte gelbe Heterozygoten),

$$\text{denn } CX \times CX = CX$$

$$\text{und } CX \times CXMy = \frac{1}{2} CX + \frac{1}{2} CXMy$$

Die gelben Heterozygoten hingegen, $CXMy$, müssen ja, miteinander gekreuzt, neben $\frac{3}{4}$ gelben (wovon $\frac{1}{4}$ Homozygoten und $\frac{2}{4}$ Heterozygoten) $\frac{1}{4}$ andersfarbige, in unserem Falle graue CMy , hervorbringen, und ebenso müßten bei Kreuzungen der gelben Heterozygoten mit andersfarbigen Mäusen immer in einem Teil der Nachkommen diese anderen Farben auftreten, beispielsweise müßte ergeben:

- die Kreuzung $CXMy \times CMy$ (grau) die Hälfte gelbe (heterozygotische) und
 (heterozyg. gelb) die Hälfte graue Junge
 „ Kreuzung $CXMy \times CM$ (schwarz) die Hälfte gelbe Heterozygoten und
 (heterozyg. gelb) die Hälfte heterozygotische Graue, da $My \prec M$
 „ Kreuzung $CXM \times CM$ (schwarz) die Hälfte gelbe Heterozygoten und
 (heterozyg. gelb) die Hälfte schwarze Homozygoten.

Nun hatte CUÉNOT durch Zucht nach mehreren Generationen 81 gelbe Abkömmlinge seiner gelben Ausgangstiere $CXMy$ erhalten; darunter hätten 27 Exemplare ($\frac{1}{3}$) gelbe Homozygoten sein sollen. Aber die Kreuzungen dieser 81 Exemplare untereinander ergaben nie Würfe mit lauter gelben Exemplaren, sondern es fanden sich immer graue dabei. Ob CUÉNOT auch die Reaktion mit andersfarbigen Mäusen versucht hat, geht aus seiner Darstellung nicht hervor, aber er zitiert die Kreuzungsversuche von **Saint-Loup (1894)**, **Miß Durham (1903)** und **Darbishire (1904)**, die niemals weder bei Kreuzungen von gelben Mäusen untereinander, noch bei Kreuzungen gelber Mäuse mit andersfarbigen reingelbe Würfe erhalten haben. Zu demselben Resultat gelangte **Castle (1906)**, und neuerdings fand auch **Miß Durham** wieder (1908), daß die gelben Mäuse aller Wahrscheinlichkeit nach nur heterozygotisch existieren.

Wir können uns nicht versagen, hier über eine instruktive Kontroverse zu referieren, die im Anschluß an einen Kreuzungsversuch mit gelben Mäusen zwischen MORGAN und CUÉNOT über die Frage der Reinheit der Gameten stattfand. MORGAN (1908) berichtet über folgendes Experiment. Eine Kreuzung einer gelben Maus mit einer schwarzweiß-panachierten reinrassigen Tanzmaus ergab einige gelbe F_1 -Mäuse. Bei Inzucht eines Paares dieser gelben F_1 -Mäuse erhielt MORGAN gelbe, schwarze, braune und weiße Mäuse (Albinos). Daraus folgert MORGAN, daß, da der schwarzweiße Scheck homozygotisch war, der Albinismus und die braune Farbe nur durch die Gameten der gelben Maus in die Familie eingeführt worden sein könne, daß mithin die Gameten der gelben P_1 -Maus neben dem Gen für Gelb noch andere Farbgene enthielten, was der Annahme der Reinheit der Gameten widerspreche.

Demgegenüber versucht CUÉNOT (1908) zu zeigen, daß sich der MORGANSche Fall auch vom Standpunkte der Lehre von der Reinheit der Gameten aus ganz glatt erklären lasse, nämlich in folgender Weise:

Die gelbe P_1 -Maus des MORGANSchen Versuches war, wie alle gelben Mäuse, heterozygotisch, mit der Formel $CXPpM$ (CUÉNOT nimmt an, daß MP schwarz und Mp braun erzeugt; X dominiert, wie bekannt, über das als Allelomorph aufgefaßte M).

Die Formel für die panachierte, schwarzweiße P_1 -Maus wäre, ohne Berücksichtigung des Tanz-Gens, CMp . Eine der beiden Mäuse enthielt latent den Faktor c (Albinismus). Die P_1 -Kreuzungsformel wäre also beispielsweise (nach der Auffassung CUÉNOTS, aber mit unseren Symbolen) $CXPpM \times CcMp$.

Die gelbe F_1 -Generation $CcXMPp$ (nur teilweise. A. L.).

Ihre Gameten sind: CXP , CXp , CMp , CMp , cXP , cXp , cMP , cMp . Es handelt sich um einen Fall von Trihybridismus, bei dem in der F_2 -Generation 64 verschiedene Gametenkombinationen vorkommen.

Tabelle der Kombinationen der F_2 -Generation.

Gameten	CXP	CXp	CMP	CMp	cXP	cXp	cMP	cMp
CXP	CXP gelb 1	$CXPp$ gelb 2	$CXMP$ gelb 3	$CXMPp$ gelb 4	$CcXP$ gelb 5	$CcXPp$ gelb 6	$CcXMP$ gelb 7	$CcXMPp$ gelb 8
CXp	$CXPp$ gelb 9	CXp gelb 10	$CXMPp$ gelb 11	$CXMP$ gelb 12	$CcXPp$ gelb 13	$CcXp$ gelb 14	$CcXMPp$ gelb 15	$CcXMP$ gelb 16
CMP	$CXMP$ gelb 17	$CXMPp$ gelb 18	CMP schwarz 1	$CMPp$ schwarz 2	$CcXMP$ gelb 19	$CcXMPp$ gelb 20	$CcMP$ schwarz 3	$CcMPp$ schwarz 4
CMp	$CXMPp$ gelb 21	$CXMP$ gelb 22	$CMPp$ schwarz 5	CMp braun 1	$CcXMPp$ gelb 23	$CcXMP$ gelb 24	$CcMPp$ schwarz 6	$CcMP$ braun 2
cXP	$CcXP$ gelb 25	$CcXPp$ gelb 26	$CcXMP$ gelb 27	$CcXMPp$ gelb 28	cXP Albino 1	$cXPp$ Albino 2	$cXMP$ Albino 3	$cXMPp$ Albino 4
cXp	$CcXPp$ gelb 29	$CcXp$ gelb 30	$CcXMPp$ gelb 31	$CcXMP$ gelb 32	$cXPp$ Albino 5	cXp Albino 6	$cXMPp$ Albino 7	$cXMP$ Albino 8
cMP	$CcXMP$ gelb 33	$CcXMPp$ gelb 34	$CcMP$ schwarz 7	$CcXMPp$ schwarz 8	$cXMP$ Albino 9	$cXMPp$ Albino 10	cMP Albino 11	$cMPp$ Albino 12
cMp	$CcXMPp$ gelb 35	$CcXMP$ gelb 36	$CcMPp$ schwarz 9	$CcMp$ braun 3	$cXMPp$ Albino 13	$cXMP$ Albino 14	$cMPp$ Albino 15	cMp Albino 16

Es müßten also theoretisch in der F_2 -Generation 4 verschiedene Phänotypen zum Vorschein kommen, nämlich gelbe, schwarze, braune und Albinos im Verhältnis von 36:9:3:16. Es sind, wie man sieht, tatsächlich die nämlichen Farben, die MORGAN bei seinem Versuch in F_2 bekam und es muß deshalb zugegeben werden, daß sein Zuchtergebnis kein Beweis gegen die Reinheit der Gameten ist. MORGAN sagt nicht, ob seine Angaben sich auf mehrere oder nur einen Wurf seines F_1 -Paares beziehen. Bei einem einzigen Wurf von 4—6 Jungen wäre es nicht gerade wahrscheinlich, daß sich auch ein braunes Exemplar darunter befände, da theoretisch durchschnittlich nur 3 braune Exemplare auf 64 kommen. Die Frage, ob etwa zwei verschiedene Nuancen von gelb vorkommen, die XP und Xp entsprechen würden, ist unerledigt.

Wir haben gesehen, daß die gelben Mäuse nur heterozygotisch vorkommen. Es gibt auch keine Albinos von der Formel cX ($ccXX$, wie wir schreiben), die also mit Bezug auf das latente Färbungsmerkmal Gelb rein wären. Da weder CX noch cX existieren, so gibt es selbstverständlich auch keine Kombination CcX . Wie ist die Erscheinung zu erklären? CUÉNOT glaubt, daß eine Repulsion zwischen gelben weiblichen und männlichen Gameten existiert, so daß sie sich niemals befruchten, ähnlich wie bei gewissen Tieren und Pflanzen eine Repulsion zwischen weiblichen und männlichen Gameten desselben Individuums vielfach konstatiert worden ist. Wenn die Erklärung richtig ist, so müßten bei einer Kreuzung von gelben Mäusen mit dem latenten Gen für Grau unter den Jungen die gelben zu den grauen im Verhältnis von 2 : 1 stehen, anstatt in dem für die F_2 -Generation von Monohybriden sonst charakteristischen Verhältnis von 3 : 1, wie folgende Formeln zeigen:

$$CXMy \quad \times \quad CXMy$$

sollte ergeben 1 CX : 2 $CXMy$: 1 CMy . Da CX , eine reinrassige gelbe Maus, nie zustande kommt, so bleiben übrig 2 gelbe Heterozygoten auf eine reinrassige graue Maus, oder 66,6 % von den ersteren und 33,3 % von den letzteren. CUÉNOT (1908, 6) fand nun unter 363 von ihm gezüchteten Jungen heterozygotischer gelber Mäuse ($CXMy$) 263 gelbe und 100 graue oder 72,45 % von den ersteren und 27,54 % von den letzteren, also beträchtlich mehr von den ersteren und beträchtlich weniger von den letzteren, als theoretisch erwartet.

Zur Erklärung einer solchen Anomalie hat WILSON (1906) folgende Suggestion vorgebracht. Von den Eiern der heterozygotischen gelben Mäuse haben die einen die Formel CX , die anderen, die in durchschnittlich gleicher Zahl vorkommen, die Formel CMy . Im Eileiter werden sie nach der Kopula umgeben von 2 Sorten Spermatozoen in gleicher Zahl: CX und CMy . Die CMy -Eier werden also befruchtet, die eine Hälfte von CMy -, die andere von CX -Spermatozoen. Für die CX -Eier sind die Chancen ebenfalls gleich groß, mit CX und mit CMy -Spermatozoen zusammenzutreffen, aber es herrscht Repulsion zwischen den CX -Eiern und CX -Spermien. Es sind aber so viele Spermatozoen vorhanden, daß noch die meisten CX -Eier von CMy -Spermien befruchtet werden und sich so die Zahl der gelben Heterozygoten vermehrt. Nur ein ganz kleiner Teil der CX -Eier bleibt unbefruchtet.

Diese Hypothese kann experimentell geprüft werden. Ist sie richtig, so müssen die Würfe aus der Paarung zwischen zwei gelben Mäusen aus etwas weniger Jungen bestehen als die Würfe aus der Paarung einer gelben mit einer farbigen Maus, weil im ersteren Fall Eileitereier nicht befruchtet werden. Das ist nach CUÉNOT (1908, 6) tatsächlich der Fall. Er erzielte

bei 122 Trachten aus der Paarung von gelb × gelb	419 Junge,
„ 122 „ „ „ „ „ „ gelb × grau	} 539 Junge.
oder gelb × schwarz	
oder gelb × braun	

Unter 122 Trachten aus gelb × gelb war nur ein Wurf mit 7 Jungen und nur 4 mit 6 Jungen; dagegen unter 122 Trachten aus gelb × farbig 2 Gelege mit 9 Jungen, 3 mit 8, 9 mit 7 und 20 mit 6 Jungen. Elternpaare gelb × gelb ergaben in 50 Würfen 169 Junge, Elternpaare gelb × farbig in 50 Würfen 187 Junge. Das stimmt mit der Annahme, daß ca. 9 % der Eileitereier nicht befruchtet werden und würde die oben angegebene Differenz zwischen dem theoretisch erwarteten und dem tatsächlich konstatierten Zahlenverhältnis zwischen gelben und grauen Jungen heterozygotisch gelber Eltern (mit latentem Grau) erklären.

handelt sich offenbar um das Zahlenverhältnis 2 : 1, oder 66,66 % : 33,33 %. Zählt man die CUÉNOTschen Zahlen hinzu, welcher unter 363 Kindern gelber Eltern 263 gelbe und 100 nicht-gelbe fand, so erhält man bei einer Gesamtsumme von 1598 gezüchteten Mäusen 1063 gelbe und 535 nicht-gelbe. Das macht 66,52 %. Die Annäherung an die theoretische Zahl 66,66 % ist dann noch viel größer und die Abweichung von ihr liegt innerhalb der Fehlergrenze.

Im Gegensatz zu MIß SOLLAS können CASTLE und LITTLE die CUÉNOTsche Beobachtung bestätigen, daß die Würfe aus gelben Eltern kleiner sind als diejenigen, welche man erhält, wenn der eine Elter gelb und der andere nicht gelb ist. CUÉNOT fand als durchschnittliche Zahl der Jungen in 50 Würfen der ersten Sorte 3,38, in 50 Würfen der letzteren Art 3,74 Junge. CASTLE und LITTLE erhielten in 277 Würfen von gelben Eltern 1305 Junge, macht durchschnittlich 4,71 Junge auf den Wurf. In 325 Würfen aus Gelb \times Nichtgelb zählten sie im ganzen 1812 Junge, also durchschnittlich in einem Wurf 5,57 Junge. Die Durchschnittszahlen sind also bedeutend höher als bei CUÉNOT, was vielleicht auf ein gesunderes Material oder auf bessere Zuchtbedingungen hinweist. Wenn die geringere Zahl von Jungen in den Würfen aus Gelb \times Gelb ausschließlich davon herrühren würde, daß die gelben Homozygoten zugrunde gehen, so müßte das durchschnittliche Zahlenverhältnis der Jungen aus Gelb \times Gelb zu den Jungen aus Gelb \times Nichtgelb 3 : 4 sein. Es ist aber tatsächlich 3,38 : 4. Es scheint ein beschränkter Ersatz für die absterbenden Homozygoten einzutreten. Wenn 100 gelbe Homozygoten zugrunde gehen, so findet ein Ersatz durch 38 neue entwicklungsfähige Zygoten statt. Es ist möglich, daß bei der Ovulation sich mehr Eier vom Ovarium loslösen und in den Eileiter übertreten als Junge zur Welt kommen. Wenn dann einige Eier nicht zur Anheftung an die Uteruswand gelangen, so werden die Chancen hierfür für die übrigen größer. Vielleicht aber verhält sich die Sache so, daß eine relativ geringe Zahl von Jungen bei einer Geburt die Mutter so beeinflußt, daß später eine reichere Ovulation eintritt und bei einer zweiten Geburt der Wurf aus zahlreicheren Jungen besteht. Die Frage ließe sich experimentell entscheiden.

Die gelben Mäuse wollen nicht zur Ruhe kommen. Eben, unmittelbar vor „Torschluß“¹⁾, veröffentlicht MIß DURHAM (1911) die Resultate ihrer ausgedehnten experimentellen Untersuchungen, welche bestätigen, daß ihre gelben Mäuse, wie diejenigen von CUÉNOT, CASTLE u. a. eben doch ausnahmslos Heterozygoten sind, und daß das Gelb den anderen Farben epistatisch übergeordnet (im MENDELSchen Sinne dominant), gewissermaßen eine Deckfarbe ist. Der HAGEDOORNSche gelbe rezessive Mäusetypus müsse ein ganz anderer sein. Von den PLATESchen rotäugig-gelbhaarigen Mäusen vermutet die Verfasserin, daß sie in Wirklichkeit rotäugig-wildgraue oder rotäugig-zimtgraue Tiere seien.

MIß DURHAM hat im ganzen 185 Kreuzungen der verschiedensten Art mit gelben Mäusen ausgeführt und es hat sich dabei herausgestellt, daß alle verwendeten Mäuse ohne irgendeine Ausnahme mit Bezug auf Gelb heterozygotisch waren.

¹⁾ Geschrieben 1911. A. L.

Bei 127 Kreuzungen zwischen gelben Mäusen erhielt sie im ganzen 448 gelbe und 232 andersfarbige. Mit Absicht hat sie aus der Liste alle Kreuzungen ausgeschlossen, in welchen zobelfarbige und Albinos auftraten. Albinos können kryptomer den gelben Faktor enthalten (gelbe Kryptotypen sein). Die Zobelfarbe ist vielleicht nur eine Variante der gelben; sie wird separat behandelt.

104 Kreuzungen zwischen gelben und andersfarbigen Mäusen ergaben im ganzen 297 gelbe und 336 andersfarbige Mäuse.

Aus der von CUÉNOT, CASTLE, WILSON, MORGAN u. a. geführten Diskussion des Problems der epistatisch-heterozygotischen gelben Farbe der Mäuse geht hervor, daß zwei Möglichkeiten vorhanden sind. 1. Entweder es kommt überhaupt nie zur Verschmelzung von zwei Gameten, die beide mit dem Gen für Gelb behaftet sind, es entstehen überhaupt keine gelben Homozygoten oder 2. es entstehen solche Homozygoten, aber sie gehen zugrunde. Die Sache läßt sich durch große Zahlen entscheiden, wenn man von der zweifellos zutreffenden Annahme ausgeht, daß zur Befruchtung der Eier Spermatozoen in sozusagen unbeschränkter Zahl zur Verfügung stehen. Wenn sich die gelben Gameten gegenseitig abstoßen, so müssen die gelben und die nichtgelben Mäuse in der F_2 -Generation im ungefähren Zahlenverhältnis 3 : 1 auftreten. Wenn aber gelbe Homozygoten wirklich entstehen, aber nachher zugrunde gehen, so muß das Zahlenverhältnis in der F_2 -Generation 2 : 1 sein. Der Annahme des Zahlenverhältnisses 3 : 1 im ersteren Falle liegt der Gedanke zugrunde, daß, da ja Spermatozoen in Hülle und Fülle vorhanden sind (im Durchschnitt zur Hälfte „gelbe“ und zur anderen Hälfte „andersfarbige“), alle „gelben“ Eier, d. h. durchschnittlich die Hälfte sämtlicher Eier, ohne Schwierigkeit von „nichtgelben“ Spermatozoen befruchtet werden, während die „nichtgelben“ Eier durchschnittlich zur Hälfte mit „gelben“ und zur Hälfte mit „nichtgelben“ Spermatozoen konjugieren. Miß DURHAM hat die Zuchtergebnisse von CUÉNOT, CASTLE und ihre eigenen zusammengestellt.

	Gelbe Mäuse	nichtgelbe
CUÉNOT	263	100
CASTLE	800	435
Miß DURHAM	448	232
Total	1511	767
Theoretische Erwartung für die Ratio 2 : 1	1518,6	759,3 = 66,7 % : 33,3 %
„ „ „ „ „ 3 : 1	1708,5	569,5 = 75 % : 25 %

Die Annäherung an das theoretische Verhältnis 2 : 1 ist eine außerordentlich große und um so bedeutungsvoller, als die Zuverlässigkeit der Bestimmung bei der großen Zahl von Varianten eine sehr beträchtliche ist. (Der mittlere Fehler m des Mittelwertes beträgt bei dem Zahlenverhältnis 2 : 1 bei einer Population n von 2278 Varianten 0,987 % oder absolut 22,5.) Man wird deshalb die Aussage von Miß DURHAM begreifen, es könne wohl kein ernstlicher Zweifel mehr darüber

bestehen, daß gelbe Homozygoten wirklich bei der Befruchtung gebildet werden, daß diese aber aus irgendeinem unbekannten Grunde entwicklungsunfähig sind. Es handle sich also um eine ganz ähnliche Erscheinung, wie bei den BAURschen *Aurea*-Varietäten des Löwenmauls und von *Pelargonium* (siehe S. 55).

Man hat gefolgert, daß, wenn diese Auffassung richtig ist, die durchschnittliche Zahl der Jungen eines Wurfes nach Paarung von Gelb mit Gelb geringer sein müsse als nach Paarung von Gelb mit irgendeiner anderen Farbe. Wir erinnern uns, daß CUÉNOT und CASTLE einen solchen Unterschied wirklich feststellen zu können glaubten. CUÉNOT erhielt als durchschnittliche Zahl der Jungen eines Wurfes nach Paarung von Gelb \times Gelb 3,38, CASTLE 4,71, während sie nach Paarung von Gelb \times Nichtgelb 3,74 beziehungsweise 5,57 erhielten. MIß DURHAM ist nicht geneigt, hierauf großes Gewicht zu legen. Sie gibt folgende Tabelle der Durchschnittsfrequenzen der Jungen eines Wurfes, die sich auf ein großes Beobachtungsmaterial stützt, indem die kleinste Rubrik sich auf 75 Würfe bezieht.

Farbenkreuzungen	Durchschnittliche Zahl der Jungen eines Wurfes
Gelb \times Gelb	3,90
Gelb \times Nichtgelb	3,97
Schwarz \times Schwarz	4,60
Schwarz \times Nichtschwarz	3,99
Schokoladebraun \times Schokoladebraun	3,96
Schokoladebraun \times Nichtschokoladebraun (exkl. Gelb)	3,93
Wildgrau \times Wildgrau	3,47
Wildgrau \times Nichtwildgrau (exkl. Gelb)	3,32
Albinos \times Nichtalbinos (exkl. Gelb)	4,27

MIß DURHAM bestätigt ihre frühere Angabe, daß sowohl schwarzes als braunes Pigment in den Augen der gelben Mäuse vorkommen kann, niemals aber gelbes. Gelbe Mäuse, welche wohl schokoladebraune Junge werfen, nie aber schwarze, haben schokoladebraunes Pigment in den Augen und oft auch in den Haaren. Solche gelbe Mäuse hingegen, welche schwarze Junge werfen (mit dem Faktor für Schwarz behaftet sind), zeigen schwarzes Pigment in den Augen und immer auch etwas von diesem Pigment in den Haaren. Gelbe Mäuse, welche wildgraue Junge werfen, enthalten sowohl schwarzes als braunes Pigment in den Augen. So kann man durch genaue Untersuchung des in den Augen und Haaren der gelben Mäuse vorhandenen Pigmentes feststellen, ob sie mit hypostatischem Schwarz oder Schokoladebraun oder Wildgrau behaftet sind.

Die gelben Mäuse neigen zu abnormer Fettentwicklung, die sie für die Zucht untauglich macht, wie alle Züchter wissen.

MIß DURHAM hebt die große Schwierigkeit hervor, die abgeschwächte Nuance von Gelb sicher zu unterscheiden. Das Gelb variiert sehr, von Sattgelb zu Bläßgelb. Gewisse Mäuse sind oberseits sattgelb, unterseits bläßgelb, ja fast weiß. Man kann bisweilen nur nach der Nachkommenschaft feststellen, ob eine Maus den Konzentrierungsfaktor *P* des Pigmentes enthält oder nicht.

Bei Kreuzung von gelben Mäusen mit rotäugigen (*mo*) Farbenrassen treten in der F_2 -Generation u. a. auch rotäugig-gelbhaarige Mäuse auf, deren gelbe Haarfarbe so satt ist wie die des gelben Großeltern. — Miß DURHAM betont besonders, daß bei den rotäugig-wildgrauen Mäusen die gelbe Binde an den einzelnen Haaren so sattgelb und so breit ist, daß ein ungeübter Beobachter sie zu den gelben Mäusen rechnen würde. Wie schon gesagt, glaubt sie, daß PLATES rotäugig-gelbe Mäuse in diese Kategorie gehören.

Die rotäugig-gelbhaarigen Mäuse verhielten sich im übrigen züchterisch genau wie die schwarzäugig-gelbhaarigen. Ihr Gelb kommt nur heterozygotisch vor.

Bei Kreuzung von rotäugig-gelbhaarigen Mäusen untereinander erhält man nur rotäugige Nachkommen und zwar je nach ihrer genotypischen Beschaffenheit Gelbhaarige, Blaulilas, Schokoladelilas und Champagne.

17 Paarungen von rotäugig-gelbhaarigen Mäusen untereinander lieferten 57 rotäugig-gelbhaarige und 45 rotäugig-andersfarbige Junge.

19 Paarungen rotäugig-gelbhaarer Mäuse mit andersfarbigen ergaben 32 rotäugig-gelbhaarige und 33 rotäugig-andersfarbige Nachkommen.

Nachstehend geben wir, wegen der großen Bedeutung der Frage, die ganze DURHAMsche Zusammenstellung ihrer Kreuzungsversuche mit gelben Sippen. Den Berechnungen ist immer das Zahlenverhältnis 2 : 1 (nicht 3 : 1) zugrunde gelegt.

A. Die dunkeläugige Serie.

Kreuzung von gelben Mäusen (mit kryptomerem Schokoladebraun) untereinander
(schokoladebrauner Kryptotypus gelber Mäuse).

	Gelb	Schokoladebraun
Beobachtet:	136	68
Berechnet (2 : 1):	136	68

Kreuzung des schokoladebraunen Kryptotypus gelber Mäuse mit schokoladebraunen Mäusen.

	Gelb	Schokoladebraun
Beobachtet:	66	46
Berechnet (1 : 1):	56	56

Kreuzung des schwarzen Kryptotypus gelber Mäuse mit dem schokoladebraunen Kryptotypus.

	Gelb	Schwarz	Schokoladebraun
Beobachtet:	65	35	9
Berechnet (8 : 3 : 1):	72	27	9

Gelbe Maus mit kryptomerem Schwarz und Schokoladebraun gekreuzt mit schokoladebraunen Mäusen.

	Gelb	Schwarz	Schokoladebraun
Beobachtet:	23	11	9
Berechnet (2 : 1 : 1):	21,4	10,7	10,7

Kreuzung gelber Mäuse (mit kryptomerem Schwarz) × Schokoladebraun.

	Gelb	Schwarz
Beobachtet:	6	18
Berechnet (1 : 1):	12	12

Gelbe Mäuse mit kryptomerem Schwarz und Schokoladebraun gekreuzt mit schwarzen *Mm*-Mäusen
($X x M M \times X x M m$).

	Gelb	Schwarz	Schokoladebraun
Beobachtet:	25	17	18
Berechnet (2 : 1 : 1):	30	15	15

Gelbe Mäuse mit kryptomerem Schwarz gekreuzt mit schwarzen Mäusen.

	Gelb	Schwarz
Beobachtet:	29	24
Berechnet: (1 : 1)	26,5	26,5

Inzucht von gelben Mäusen, welche die Faktoren für Schwarz, Schokoladebraun und Albinismus heterozygotisch führen ($C c X x M m P h p h$)

	Gelb	Schwarz	Schokoladebraun	Albinos
Beobachtet:	59	27	5	30
Berechnet:	45,3	34	11,3	30,4

Albinos (behaftet mit heterozygotisch Gelb und Schokoladebraun) gekreuzt mit schokoladebraunen Mäusen (mit heterozygotischem Pigmentierungsfaktor) $c c X x m m P h p h \times C c x x m m P h P h$.

	Gelb	Schokoladebraun	Albinos
Beobachtet:	12	5	7
Berechnet:	8	4	12

In den nachfolgenden Tabellen werden die gelben ($X P$) und die cremefarbigsten ($X p$) Mäuse nicht auseinandergehalten, da sie so schwer zu unterscheiden sind.

Gelbe mit Bezug auf schokoladebraun und hellbraun (silver-fawn) heterozygotische Mäuse untereinander gekreuzt.

	Gelb und Creme	Schokoladebraun	Hellbraun (silver-fawn)
Beobachtet:	5	7	5
Berechnet (8 : 3 : 1):	11,2	4,2	1,4

Gelbe mit Bezug auf Schokoladebraun und Hellbraun heterozygotische Mäuse gekreuzt mit hellbraunen (silver-fawn).

	Gelb und Creme	Schokoladebraun	Hellbraun
Beobachtet:	33	11	13
Berechnet:	29,0	14,5	14,5

Gelbe mit Bezug auf Schokoladebraun und Hellbraun heterozygotische Mäuse gekreuzt mit schokoladebraunen, mit Bezug auf Hellbraun heterozygotischen Mäusen.

	Gelb	Schokoladebraun	Hellbraun (silver-fawn)
Beobachtet:	13	10	9
Berechnet:	16	12	4

Gelbe mit Bezug auf Schwarz und Albinismus heterozygotische Mäuse gekreuzt mit Albinos, die mit Bezug auf Gelb und Schwarz heterozygotisch sind.

($C c X x M m \times c c X x M m$)

	Gelb	Schwarz	Albinos
Beobachtet:	5	2	7
Berechnet:	4,6	2,3	6,9

Gelb gekreuzt mit Wildgrau gibt Gelb und Wildgrau nach der Formel:

$X x M y M y M M \times x x M y M y M M$.

Derartige F_1 -Gelbe untereinander gekreuzt $X x My My M M \times X x My My M M$.

Gameten: $X My M \times X My M$
 $x My M \times x My M$

F_2 -Generation: (1 $X X My My M M$, entwicklungsunfähig)
 1 $X x My My M M$, gelb
 1 $X x My My M M$, gelb
 1 $x x My My M M$, wildgrau.

Also 2 Gelb auf 1 Wildgrau.

	Gelb	Wildgrau
Beobachtet:	60	32
Berechnet (2 : 1):	61,2	30,6

Kreuzung von F_1 -Gelben mit F_1 -Wildfarbigen $X x My My M M \times x x My My M M$.

Gameten: $X My M \times x My M$
 $x My M \times x My M$

F_2 -Generation: 1 $X x My My M M$ = gelb
 1 $x x My My M M$ = wildfarben.

Also gelbe und wildfarbene im Zahlenverhältnis 1 : 1.

	Gelb	Wildgrau
Beobachtet:	38	32
Berechnet:	35	35

Gelbe mit Bezug auf Wildgrau heterozygotische Mäuse gekreuzt mit schokoladefarbigen.

$X x My my M M Ph Ph \times x x my my m m Ph Ph$.

Gameten: $X My M Ph$
 $X my M Ph$
 $x My M Ph \times x my m Ph$
 $x my M Ph$

F_2 -Generation: $X x My my M m Ph Ph$, gelb
 $X x my my M m Ph Ph$, gelb
 $x x My my M m Ph Ph$, wildgrau
 $x x my my M m Ph Ph$, schwarz.

Also gelbe, wildgraue und schwarze im Zahlenverhältnis 2 : 1 : 1.

DURHAM macht aber folgende Angaben:

	Gelb	Wildgrau
Beobachtet:	19	19
Berechnet:	19	19

Diese Berechnung ist sicher unrichtig.

Gelbe mit Bezug auf Wildgrau heterozygotische Mäuse gekreuzt mit schwarzen.

	Gelb	Wildgrau
Beobachtet:	11	18
Berechnet:	14,5	14,5

Für diesen Versuch gilt die gleiche Bemerkung wie für den vorhergehenden. Wir vermuten, daß sich Miß DURHAM in den Überschriften verschrieben hat, und daß es sich nicht um mit Bezug auf Wildgrau heterozygotische, sondern um homozygotische Mäuse handelt.

B. Die rotäugige (*mo mo*) Serie.

Gelbe Mäuse gekreuzt mit Schokoladelila gibt auch schwarze Tiere.

z. B.: $X x Mo Mo P P M M \times x x mo mo P P M m$.

$F_1 = X x Mo mo P P M M$ oder $X x Mo mo P P M m = \text{gelb}$
und $x x Mo mo P P M M$ oder $x x Mo mo P P M m = \text{schwarz}$

Kreuzung der gelben F_1 -Heterozygoten des vorigen Versuchs.

	Gelb-schwarzäugig	Schwarz	Schokolade-braun	Gelb-rotäugig	Blaulila	Schokoladelila	Champagne
Beobachtet. .	46	12	3	24	0	1	9
Berechnet . .	48	18	6	16	2	4	2

Also ein Exzeß an champagne, kein blaulila und nur ein schokoladelila Junges.

Kreuzung der gelben F_1 -Heterozygoten mit den schwarzen F_1 -Heterozygoten des vorletzten Versuchs.

	Gelb-schwarzäugig	Schwarz	Schokolade-braun	Gelb-rotäugig	Blaulila	Schokoladelila	Champagne
Beobachtet .	26	20	2	11	0	15	3
Berechnet .	28,8	21,6	7,2	9,6	2,4	4,8	2,4

Also ein Überschuß von Schokoladelilas. Keine Blaulilas.

Schwarzäugig-gelbe, mit Bezug auf Augenfarbe heterozygotische (*Mo mo*) Mäuse gekreuzt mit rotäugig-gelben Mäusen.

	Gelb-schwarzäugig	Schwarz	Schokolade-braun	Gelb-rotäugig	Blaulila	Schokoladelila	Champagne
Beobachtet. .	34	5	5	27	0	2	7
Berechnet . .	26,4	9,9	3,3	26,4	3,3	6,6	3,3

Gelbe Mäuse gekreuzt mit rotäugig-wildgrauen gibt gelbe F_1 -Mäuse.

Bei Inzucht solcher gelben F_1 -Heterozygoten entstehen:

	Gelb-schwarzäugig	Wildgrau-schwarzäugig	Gelb-rotäugig	Wildgrau-rotäugig
Beobachtet:	25	17	11	5
Berechnet:	28,8	14,4	9,6	4,8

Inzucht von schwarzäugig-gelben, sowohl mit Bezug auf Schokoladebraun als Augenfarbe heterozygotischen Mäusen.

	Gelb-schwarzäugig	Schokolade-braun	Gelb-rotäugig	Champagne
Beobachtet:	11	9	1	1
Berechnet:	9,6	4,8	4,8	2,4

Schwarzäugig-gelbe, sowohl mit Bezug auf Schokoladebraun als Augenfarbe heterozygotische Mäuse gekreuzt mit schokoladebraunen, mit Bezug auf Augenfarbe heterozygotischen Tieren.

	Gelb-schwarzäugig	Schokolade-braun	Gelb-rotäugig	Champagne
Beobachtet:	8	7	1	6
Berechnet:	8,4	8,4	2,8	2,8

Kreuzung von gelben mit Bezug auf Augenfarbe heterozygotischen mit blaulila Mäusen.

	Gelb- dunkeläugig	Schwarz	Schokolade- braun	Gelb- rotäugig	Blaulila	Schokolade- lila	Champagne
Beobachtet.	2	0	2	2	1	2	0

Kreuzung von gelben mit Bezug auf Augenfarbe heterozygotischen mit schokoladelila Mäusen.

	Gelb- schwarzäugig	Schwarz	Schokolade- braun	Gelb- rotäugig	Blaulila	Schokolade- lila	Champagne
Beobachtet.	4	2	4	2	0	0	2

Kreuzung von gelben mit Bezug auf Augenfarbe und den Faktor für Schokoladebraun heterozygotischen Mäusen mit champagne-farbigen Tieren.

	Gelb- schwarzäugig	Schokolade- braun	Gelb- rotäugig	Champagne
Beobachtet:	1	4	3	9
Ein Überschuß an rotäugigen!				

Kreuzung von rotäugig-gelben Mäusen mit rotäugig-gelben, mit Bezug auf Schwarz und Schokoladebraun heterozygotischen Mäusen.

	Gelb- rotäugig	Blaulila	Schokolade- lila	Champagne
Beobachtet:	25	3	15	1
Berechnet:	28,8	3,6	7,2	3,6

Ein Überschuß an Schokoladelila! Vielleicht waren einige der gelben Zuchttiere nur mit Bezug auf Blaulila, andere bloß mit Bezug auf Schokoladebraun heterozygotisch. Diese Kreuzung würde bloß Schokoladelila und keine Champagne ergeben.

Rotäugig-gelbe gekreuzt mit rotäugig-gelben nur mit Bezug auf Schokoladebraun heterozygotischen Mäusen.

	Rotäugig-gelb	Champagne
Beobachtet:	18	12
Berechnet:	20	10

Kreuzung von Rotäugig-gelb \times Rotäugig-wildgrau
(z. B. $mo\ mo\ X\ x\ my\ my\ M\ M \times mo\ mo\ x\ x\ My\ My\ M\ M$).

	Rotäugig-gelb	Rotäugig-wildgrau
Beobachtet:	15	7
Berechnet:	11	11

Inzucht von rotäugig-gelben mit Bezug auf Augenfarbe und Wildgrau (Sprenkelungsgen) heterozygotischen Mäusen.

	Rotäugig-gelb	Rotäugig-wildgrau
Beobachtet:	12	8
Berechnet:	13,2	6,6

Kreuzung von rotäugig-gelben Mäusen mit schokoladelila Mäusen.

	Rotäugig-gelb	Blaulila	Schokoladelila	Champagne
Beobachtet:	8	2	8	3
Berechnet (4 : 1 : 2 : 1):	10,4	2,6	5,2	2,6

Wir wollen die Berechnung ausführen. Die rotäugig-gelben Mäuse mußten mit Bezug auf Schwarz heterozygotisch sein (Mm), sonst hätte Champagne nicht entstehen können.

Ausgangsgeneration: Rotäugig-gelb, $Xxmo mo PPMm \times$ Schokoladelila, $xxmo mo PPMm$.

Gameten:

$Xmo PM$		
$Xmo Pm$		
$xmo PM$	\times	$xmo PM$
$xmo Pm$		$xmo Pm$

Tochtergeneration:

- | | |
|----------------------------------|-----------------------------------|
| 1. $Xxmo mo PPM M$ gelb-rotäugig | 5. $xxmo mo PPM M$ blaulila |
| 2. $Xxmo mo PPM m$ „ | 6. $xxmo mo PPM m$ schokoladelila |
| 3. $Xxmo mo PPM m$ „ | 7. $xxmo mo PPM m$ „ |
| 4. $Xxmo mo PPM m$ „ | 8. $xxmo mo PPM m$ champagne. |

Kreuzung von rotäugig-gelben Mäusen mit champagne.

	Rotäugig-gelb	Schokoladelila	Champagne
Beobachtet:	7	4	7
Berechnet:	9,0	4,5	4,5

Wenn die gelbe Farbe von Miß DURHAMs gelben Mäusen über jegliche andere Färbung epistatisch ist, so dürfen aus Kreuzungen von andersfarbigen Mäusen keine gelben Mäuse hervorgehen. In zwei Fällen — in beiden finden sich Rotaugen in der Aszendenz — erhielt aber Miß DURHAM aus einer solchen Kreuzung je eine gelbe Maus. Der Stammbaum der einen, sie ist mit No. 1825 bezeichnet, ist folgender:

Schokoladelila (rotäugig) \times Gelb (mit kryptomerem Wildgrau)		
1188		1450
1667 ♂ Wildgrau		1555 ♀ Wildgrau
3 Schwarz	3 Wildgrau	1 Blau
		1 Champagne (rotäugig)
		1 Gelb-wildgrau 1825

Die Maus 1825 kann indes, sagt Miß DURHAM, streng genommen nicht als eine gelbe bezeichnet werden. Sie ist auch nicht einfach wildgrau und ist auch nicht zobelfarbig. Die Farbe ist allerdings sehr gelb. Der Rücken mit der für Wildgrau charakteristischen Sprenkelung. Der Bauch gelb.

Miß DURHAM kreuzte die gelb-wildgraue Maus No. 1825, ein Männchen, mit einem schokoladebraunen Weibchen und erhielt im ganzen 20 Junge, wovon: 1 gelb, 4 schwarz, 7 zobelfarben, 1 schokoladebraun mit gelbem Bauch, 3 schokoladebraun, 3 Albinos und 1 schokoladelila. Kein einziges Junges war wildgrau.

Die Kreuzung mit einer gelben Maus (mit kryptomerem Schokoladebraun) ergab 2 gelbe, 2 zobelfarbige, 3 schwarze und 1 schokoladebraunes Junges. Kreuzungen mit wildgrauen Mäusen waren erfolglos.

Der zweite Fall bezieht sich auf eine Kreuzung von Champagne ♀ \times Wildgrau ♂. In der F_1 -Generation erhielt Miß DURHAM 1 wildgraues (♂), 4 zimtgraue und 1 schokoladebraunes Tier. Das wildgraue F_1 -Männchen wurde nun mit dem einzigen zimtgrauen Weibchen gepaart. Miß DURHAM erhielt aus dieser Kreuzung 1 rußig-gelbes, 2 silbrig-zimtgraue und 1 schwarzes Tier. Die gelbe Maus starb, bevor sie gekreuzt werden konnte. In späteren Würfen der Eltern trat nie mehr ein gelbes Junges auf.

C. C. Little (1911) untersuchte kreuzungsanalytisch eine hellgelbe oder cremefarbige Varietät der Xx -gelben Mäus. Sie ist, wie die mikroskopische Untersuchung zeigte, durch eine sehr merkbliche Reduktion in der Menge des gelben Pigmentes ausgezeichnet. Die Creme-Farbe variiert stark zwischen Tiefercreme und Hellgelb und von Hellgelb zu Tiefrotorange mit vollständ-

diger Ausrüstung mit Pigmentkörnchen. Es interessierte LITTLE, zu erfahren, ob die hellgelbe, bzw. Creme-Variation der Xx -gelben Farbe dem Fehlen des nämlichen Faktors ihren Ursprung verdankt wie Blau, die verdünnte Form von Schwarz, oder wie verwaschen Rehbraun (silver-fawn), die verdünnte Form von Braun (chocolate). Wir haben den Konzentrationsfaktor, bei dessen Fehlen die abgeschwächte, verdünnte Färbung eintritt, P (Pyknogen) genannt (D, nach DURHAM). LITTLE konstatierte zunächst, daß die cremefarbenen Mäuse, wie alle Nuancen von Xx -gelb, stets heterozygotisch sind. Untereinander gekreuzt zeugen sie stets auch schwarze oder braune Junge, die gelben zu den nichtgelben im ungefähren Zahlenverhältnis von 2 : 1. Es ist nun klar (da die Verdünnung rezessiv ist), daß, wenn es sich wirklich um den Faktor P handelt, bei Inzucht der cremefarbenen Mäuse stets die verdünnten p -Formen der Farben, d. h. z. B. Blau anstatt Schwarz, Silver-fawn anstatt Braun entstehen müßten. Das ist nun nicht der Fall. Die gelben Nachkommen sind zwar immer cremefarben, die nichtgelben zeigen aber die konzentrierte Farbe. Es muß sich also um ein anderes Gen handeln, das wir vielleicht als P_x bezeichnen könnten. LITTLE hat aber auch echte p -Formen von Xx -gelb erhalten. Auch sie sind sehr variabel, von Tiefrot bis zu Hellcreme in allen Abstufungen, aber ihre Farbe hat ein äußerst charakteristisch verwaschenes, mattes Aussehen. LITTLE gibt folgende Zusammenstellung seiner Versuche, die sich nur auf schwarzzüchtige Tiere beziehen.

I. Versuchsgruppe.

Paarung von cremefarbenen Mäusen (p_x -Mäusen) untereinander.
Nachkommenschaft: cremefarbig 31, vollschwarz 10, vollbraun 14 Exemplare.

II. Versuchsgruppe.

Paarung von matt-verwaschen-gelben Mäusen (p -Mäusen) untereinander.

Nachkommenschaft: matt-verwaschen-gelb 95 Exemplare, nichtgelb, verdünnt, d. h. p -farbig, 52 Exemplare.

III. Versuchsgruppe.

Kreuzung von matt-verwaschen-gelben p -Mäusen mit p -farbigen (verdünnt gefärbten) nichtgelben Mäusen.

Nachkommenschaft: 38 gelbe p -Mäuse (matt-verwaschen-gelb) und 37 nichtgelbe p -Mäuse.

IX. Die Zobelmäuse („Sable Mice“). Miß Durham.

Bei Kreuzung ganz bestimmter Individuen der gelben Farbensippe mit schwarzen oder schokoladebraunen Mäusen trat in Miß Durhams Zuchten (1911) eine erbliche Farbenvarietät auf, die Miß DURHAM als „Sable-mice“ bezeichnet. Wir wissen nicht, ob wir diese Bezeichnung richtig mit Zobelmäuse übersetzen. Die Tiere sind gelb, haben aber auf dem hinteren Teil des Rückens („down the middle dorsal region“) einen dunkeln, schwarzen oder braunen Streifen, der bei den „hellen Zobel“ schmal, bei den „dunklen“ breit ist. Als Regel gilt, daß die einzelnen Haare in diesem Streifen wildfarbig, d. h. gesprenkelt sind: schwarz oder schokoladebraun mit einer gelben Binde. Damit soll

aber nicht gesagt sein, daß die Zobelmäuse mit dem Sprenkelungsfaktor behaftet sind. Immerhin ist es möglich Zobelmäuse zu züchten, bei denen die Haare des Rückenstreifens nicht gesprenkelt sind. Miß DURHAM erhielt zu verschiedenen Malen schwarze, blaue, schokoladebraune und hellbraune (silver-fawn) Mäuse, die sich nur durch den gelben Bauch von den gewöhnlichen Sorten unterscheiden, die sich aber kreuzungsanalytisch wie Zobelmäuse verhalten, in die sie sich auch immer bei der Mauserung verwandelten.

Die Zobelfärbung ist nur während der ersten Monate immer deutlich, später verliert sie sich unter Zunahme des gelben Farbelementes im Haarkleid.

Die Zobelfärbung ist nicht mit der rußiggelben Farbe von Mäusen zu verwechseln, die aus der Kreuzung von gewöhnlichen gelben mit schwarzen oder schokoladebraunen hervorgehen. Rußiggelb ist eine schmutzige Färbung, die gleichmäßig über den ganzen Körper ausgebreitet ist.

Auch die Zobelmäuse hat Miß DURHAM niemals homozygotisch zu züchten vermocht. Bei Inzucht können zobelfarbige, gelbe, schwarze, schokoladebraune und auch wildgraue Junge auftreten.

Bei Inzucht von gelben Mäusen mit dem „Zobelfaktor“ erhielt Miß DURHAM

111 gelbe, 38 zobel- und 69 andersfarbige Mäuse.

Bei Kreuzung von gelben mit dem Zobelfaktor behafteten mit nichtgelben Mäusen entstanden

78 gelbe, 55 zobel- und 80 andersfarbige Mäuse.

Bei Inzucht von Zobelmäusen traten auf

161 zobelfarbige, 43 gelbe und 142 andersfarbige Mäuse.

Kreuzte Miß DURHAM Zobelmäuse mit nichtgelben, so erhielt sie

93 zobelfarbige, 90 gelbe und 174 andersfarbige Mäuse.

Eine genauere Prüfung der Befunde legte Miß DURHAM den Gedanken nahe, daß es mehr als einen Genotypus von Zobelmäusen gibt. Man kann Zobelmäuse züchten, die niemals gelbe Junge werfen. So erhielt Miß DURHAM bei fünf Kreuzungen von blauen Zobeln untereinander 29 blaue Zobel und 23 einfach blaue Mäuse, doch gar keine gelben.

Es traten ferner bei vier Kreuzungen zwischen blauen Zobeln und dunkeln Zobeln 16 zobel- und 8 andersfarbige, aber keine gelben auf.

Sieben Kreuzungen zwischen blauen Zobeln und einfach blauen Mäusen ergaben 20 blaue Zobel und 19 einfach blaue Junge, aber keine gelben.

Wenn man die Resultate aller Kreuzungen von Zobelmäusen inter se, bei denen gelbe Nachkommen auftraten, zusammenzählt, so setzt sich die Nachkommenschaft aus 62 zobelfarbigen, 43 gelben und 64 andersfarbigen Mäusen zusammen. Dagegen erhält man für die Paarungen, aus denen keine gelben entsprossen, im ganzen 99 zobelfarbige und 78 andersfarbige, Zahlen, die an das Verhältnis 9 : 7 erinnern. Zählt man die Resultate derjenigen Kreuzungen von Zobelmäusen mit nichtgelben zusammen, bei denen gelbe Nachkommen auftraten, so findet man, daß diese Nachkommenschaft sich zusammensetzt aus 48 zobelfarbigen, 90 gelben und 107 andersfarbigen, während sie in denjenigen Familien, in denen keine gelben vorkamen, im ganzen aus 45 Zobelmäusen und 67 andersfarbigen besteht.

Kreuzungen zwischen Zobelmäusen und solchen gelben Mäusen, die den Zobelfaktor nicht führen, ergaben

23 gelbe und 18 andersfarbige, aber keine Zobelmäuse,

während Kreuzungen zwischen mit dem Zobelfaktor behafteten gelben Mäusen und Zobelmäusen lieferten

14 gelbe, 28 zobel- und 17 andersfarbige Mäuse.

Diese Resultate legen die Annahme nahe, daß die Zobelfärbung zu Gelb hypostatisch ist. Dann ist es aber hinwiederum auffallend, daß einige Zobelformen inter se gelbe Mäuse hervorbringen können. Die Frage bedarf weiterer Untersuchung.

Wie die gelben Mäuse, so zeigen auch die Zobelmäuse eine Disposition zu anormaler Fettleibigkeit.

Ferner berichtet Miß DURHAM über das unerwartete zweimalige Auftreten einer interessanten Zobelform in ihren Kulturen, die sie als „reversed sables“ bezeichnet. Wir wollen sie als Zobel mit verkehrter Sprenkelung bezeichnen. Bei ihnen sind die Haare an ihrer Basis gelb und die Binde ist schwarz oder schokoladebraun. Diese umgekehrte Sprenkelung zeigte sich aber nur in der Jugend. Nach sechs Monaten mauserten sich diese Zobel vollkommen gelb. Niemals traten in der Nachkommenschaft solcher verkehrt gesprenkelter Zobel normal gesprenkelte, wildfarbige Tiere auf.

Bei jenen Kreuzungen zwischen Zobelmäusen, bei denen in der Nachkommenschaft Zobel mit umgekehrter Sprenkelung auftraten, zeigte diese Nachkommenschaft folgende Zusammensetzung:
49 normale Zobelmäuse, 21 verkehrt gesprenkelte Zobelmäuse, 19 gelbe, 41 andersfarbige.

Bei jenen Kreuzungen zwischen Zobelmäusen und andersfarbigen (nichtgelben) Mäusen, welche unter anderem auch umgekehrt gesprenkelte Zobel lieferten, bestand die Nachkommenschaft aus
12 normalen Zobel, 12 umgekehrt gesprenkelten Zobel, 9 gelben und 29 andersfarbigen.

Die verkehrt gesprenkelten Zobelmäuse sind hypostatisch zu den normalen. Bei Inzucht zeugen sie verkehrt gesprenkelte Zobel und andere Farbenvarietäten, niemals aber normale Zobelmäuse. Bei Kreuzung mit normalen Zobelmäusen treten keine verkehrt gesprenkelten auf.

Normale Zobelmäuse mit hypostatischem Faktor für umgekehrte Sprenkelung („Sables which could throw reversed sables“) ergaben bei Kreuzung mit verkehrt gesprenkelten

10 normale Zobel, 8 verkehrt gesprenkelte Zobel, 5 gelbe und 18 andersfarbige Mäuse.

Kreuzungen mit dunkeln und hellen Zobelmäusen.
Es muß bei der Beurteilung der Ergebnisse im Auge behalten werden, daß die Zuteilung zu der einen oder anderen Abteilung wegen der großen Variabilität der Zobelmäuse oft schwer ist.

Kreuzungen zwischen dunklen Zobel (mit breitem Rückenstreifen) einerseits und hellen Zobel (mit schmalen Rückenstreifen) andererseits ergaben

8 dunkle, 3 helle Zobel, 10 andersfarbige.

Bei Kreuzungen zwischen dunklen Zobel mit rein gelben Mäusen traten auf
10 dunkle, 5 helle Zobel, 8 gelbe und 8 andersfarbige Mäuse.

Kreuzung von Zobel mit wildgrauen Mäusen:

7 Zobel, 7 gelbe und 17 wildgraue Mäuse.

Kreuzung von Zobel mit heterozygotisch wildgrauen Mäusen:

29 Zobel, 26 gelbe, 15 wildgraue, 23 schwarze und 4 schokoladebraune Mäuse.

Kreuzungen von F_1 -Zobel (aus der Kreuzung von Zobel \times Wildgrau) unter einander ergaben:

17 Zobel, 8 gelbe, 5 wildgraue, 4 schwarze und 2 schokoladebraune Mäuse.

Gelbe, mit dem Faktor für Zobelfärbung behaftete Mäuse zeugten, gepaart mit gelben, den Sprenkelungsfaktor führenden Tieren:

6 Zobel, 14 gelbe und 7 wildgraue Mäuse.

X. Wildgraue Mäuse mit weißem Bauch. Cuénot. Morgan.

Über diese ist schon einiges mitgeteilt worden. Es handelt sich um eine graue Hausmaus, bei der das Grau der Bauchseite durch eine rötlichweiße Färbung ersetzt ist und die Seiten etwas gelblich verfärbt sind. Auch findet sich ein Büschel („bouquet“) etwas rötlicherer Haare zwischen den Vorderbeinen. Frappante Ähnlichkeit mit *Mus sylvaticus* L. Ist My das Gen für die uniforme, graue Tracht der Hausmaus, so ist My^1 das Gen für das weißbäuchig modifizierte Haarkleid. My^1 ist rezessiv ($<$) allein zu X , aber übergeordnet ($>$) über uniform grau (My) und alle übrigen Farbengene. Nach Cuénot (1908) darf man die Weißbäuchigkeit nicht als Panachierung (welche gewöhnlich rezessiv ist) betrachten, dagegen läßt sich Weißbäuchigkeit mit Panachierung, auch mit roter Augenfarbe, kombinieren und den weißbäuchigen grauen Mäusen läßt sich eine andere Rückenfarbe anzüchten.

Aus T. H. Morgans jüngster Abhandlung (1911. Vorl. Mitt. 1908) über den Einfluß der Vererbung und der Umwelt auf die Haarfarbe der Mäuse, in welcher sehr verschiedene Fragen aus der modernen MENDELSchen Vererbungslehre (Auffassung der Faktoren, Erbeinheiten, Spaltungserscheinungen, Bildung reiner oder unreiner Gameten usw.) und mögliche Beziehungen zwischen den Spaltungserscheinungen bei der Vererbung und den Erscheinungen der Differenzierung bei der Entwicklung erörtert oder doch wenigstens gestreift werden, können wir nur noch über die tatsächlichen Beobachtungen kurz berichten. Im Jahre 1907 erhielt er eine Anzahl Exemplare einer bisher unbekannten Mutation der Hausmaus, *Mus musculus*, die ich im folgenden graue Weißbauchmaus nennen will. Die einen kamen von Woods Hole, Mass., die anderen von Iowa. Eine Verwechslung mit der in den Vereinigten Staaten einheimischen Gattung *Peromyscus* ist ausgeschlossen. Da der Weißbauchcharakter dominant ist, so ist MORGAN der (irrtümlichen) Ansicht, daß deshalb die Weißbauchmaus mit der Zeit die gewöhnliche ganz graue Hausmaus verdrängen wird. Die Mutation ist vor allem dadurch ausgezeichnet, daß das Haarkleid unter dem Kinn, dem Hals, auf der Brust und dem Bauch rein weiß erscheint. In Wirklichkeit haben die weißen Haare in dieser Gegend eine dunkle Basis, sind also in einem gewissen Sinne gesprenkelt („ticked“), während die Haare an den weißen Pelzstellen anderer Mäuserassen rein weiß sind. Jederseits erstreckt sich ein schmaler gelber Streifen von der Basis des Vorder- zur Basis des Hinterbeins. Die Haare dieses Streifens sind an der Spitze gelb und an der Basis schwarz. Übergänge zwischen der weißbäuchigen und der graubäuchigen Hausmaus existieren nicht. Verf. macht auf die große fluktuierende Variabilität in der Färbung des grauen Bauches der gewöhnlichen Hausmaus aufmerksam. Die Vermehrung der Mutation in der Gefangenschaft und ihre Kreuzung mit anderen Varietäten der Hausmaus stießen besonders anfänglich auf Schwierigkeiten. Zuerst berichtet der Verfasser über die Resultate der

Kreuzungsversuche der weißbäuchigen Mutation mit einfarbigen Mäuserassen.

1. Kreuzung der weißbäuchigen wildgrauen Maus mit der gelben Maus.

MORGAN hebt als summarisches Resultat hervor, daß einerseits gelbe, andererseits weißbäuchig-graue F_1 -Nachkommen entstehen. Näheres. In sechs Würfen aus grauen Weißbauchmännchen mit gelben Weibchen wurden 25 Junge geboren, 14 gelbe und 11 graue. Von den grauen sind 6 als weißbäuchig notiert, 1 als graubäuchig. Von den übrigen fehlen Notizen. — MORGAN züchtete F_1 -Gelbe untereinander weiter, mit wenig Erfolg. Er erhielt drei Würfe und 12 F_2 -Junge, wovon 10 gelb und 2 grau mit weißem Bauch. — Ein Pärchen gelber Mäuse, welches aus der Paarung einer gelben Maus mit einer gewöhnlichen graubäuchigen grauen hervorgegangen war, zeugte 5 gelbe, 5 graubäuchig-graue und 2 zimtgraue („cinnamon-agouti“) Mäuse. — MORGAN machte ausgedehnte Kreuzungen von F_1 -weißbäuchig-grauen mit andersfarbigen Mäusen und erhielt nach der Erwartung weißbäuchig-graue und andersfarbige F_2 -Junge. Bei der Kreuzung mit gelben Mäusen traten unter anderem auch graubäuchig-graue auf: Offenbar war im gelben Elter Graubäuchigkeit kryptomer enthalten. — In einem Experiment gingen aus der Kreuzung eines gelben F_1 -Exemplars mit einer schwarzen Maus einige wildgraue mit weißem Bauch hervor. — Zwei gewöhnliche, graubäuchige F_1 -Graue wurden mit gewöhnlichen Gelben gekreuzt. In der Nachkommenschaft waren alle grauen graubäuchig.

2. Kreuzung zwischen der weißbäuchigen Mutation der wildgrauen Maus und der normalen wildgrauen Stammform.

Die Kreuzung zwischen zwei wilden, mutierten Exemplaren ergab drei weißbäuchig-graue Junge — und ein normal graubäuchiges. Ein wildes, weißbäuchiges, mutiertes Exemplar, gepaart mit einer graubäuchigen Wildmaus zeugte 4 graue Junge, 2 weißbäuchige und 2 graubäuchige. Ein weißbäuchiger Wildling wurde „mit einer reinen Rasse resurgenter grauer Dominanten gepaart“. Von den fünf Jungen waren vier weißbäuchige Graue und eins war ein graubäuchiges Graues. Die wild eingefangenen weißbäuchigen Mutanten waren offenbar alle Heterozygoten. — Eine graue F_1 -Maus mit grauem Bauch wurde mit einer resurgenten graubäuchigen Maus gepaart. Alle sechs Jungen waren grau mit grauem Bauch. — Es ist MORGAN auch gelungen die weißbäuchige Mutation der grauen Hausmaus homozygotisch zu ziehen. — Aus allem geht zweifellos hervor, daß der weiße Bauch über den grauen dominiert.

3. Kreuzung zwischen der weißbäuchigen Mutation und der schwarzen Maus.

Die Paarung eines wilden, grauen Weißbauchmännchens mit einem reinrassigen schwarzen Weibchen ergab drei Junge, alle 3 grau, 2 weißbäuchig, 1 graubäuchig. Eine zweite, ähnliche Kreuzung ergab unter drei grauen Jungen 2 graubäuchige und 1 weißbäuchiges. Eine Weißbauchmutation wurde mit einem Schwarzscheck gepaart. Die fünf Jungen waren grau, 4 weißbäuchig, 1 graubäuchig. Auch hier zeigte sich wieder, daß die wilden Mutanten heterozygotisch waren. — MORGAN kreuzte auch eine graue, graubäuchige F_1 -Maus mit einer schwarzen und erhielt unter vier Jungen 3 graubäuchig-graue und 1 schwarzes.

4. Kreuzung zwischen der weißbäuchigen Mutation und der braunen („chocolate“) Maus.

Die eine Kreuzung ergab fünf weißbäuchige Graue und die andere drei weißbäuchige und zwei graubäuchige Graue.

5. Kreuzung zwischen der weißbäuchigen Mutation und Albinos.

Im ganzen drei Würfe mit 15 Jungen, wovon 8 weißbäuchig-grau und 7 graubäuchig-grau.

6. Kreuzung zwischen F_1 -Grauen und Gelben.

Die Kreuzung zwischen einer weißbäuchigen, grauen F_1 -Maus und einer gelben ergab 12 Nachkommen; von diesen waren 4 gelb, 2 weißbäuchig-grau, 3 graubäuchig-grau, 1 schwarz und 2 weiß. Eine andere Kreuzung einer graubäuchigen, grauen F_1 -Maus mit einer gelben ergab folgendes Resultat: 2 graubäuchig-graue, 1 „golden-agouti“ und 2 gelbe.

7. Kreuzung von grauen F_1 -Nachkommen der Mutation untereinander.

Die F_2 -Nachkommenschaft von zwei miteinander gepaarten weißbäuchig-grauen F_1 -Mäusen bestand aus drei weißbäuchig-grauen Jungen. Aus der Paarung einer graubäuchig-grauen F_1 -Maus mit einer weißbäuchig-grauen F_1 -Maus entsprangen vier Kinder, von denen drei graubäuchig-grau und eins graubäuchig-„golden-agouti“ war.

MORGAN macht Angaben darüber, daß es ihm gelungen sei, eine Rasse zu züchten, die vorwiegend aus Individuen besteht, bei denen der weiße Bauch durch einen sattgelben ersetzt ist. Die Haare sind distalwärts gelb, proximal schwarz.

MORGAN kreuzte wiederholt die weißbäuchige, wilde Mutation mit gescheckten Mäusen. Er erhielt dabei graue Mäuse mit weißen oder grauen Bäuchen. Wenn er nun die weißbäuchigen, grauen F_1 -Heterozygoten untereinander weiterzüchtete, so erhielt er auch einige gescheckte Tiere mit weißem Bauch. Bei genauerer Untersuchung stellte es sich immer heraus, daß, wenn sich ein weißer Bezirk des Schecks in das weiße Bauchareal hineinerstreckte, die Haare in diesem Bezirk auch an der Basis weiß waren, während sie sonst auf dem ganzen weißen Bauchareal der Weißbäuchigen an ihrer Basis schwarz sind.

XI. Epistatische (dominante) Scheckigkeit. Miß Durham.

Miß Durham (1908) hat den, wie mir scheint, sicheren Beweis erbracht, daß es bei den Mäusen neben der gewöhnlichen rezessiven Scheckigkeit noch eine dominantmerkmale gibt. Solche und ähnliche Tatsachen sind vorläufig als unverständliche Kuriosa zu registrieren. Die sich auf die dominante Scheckigkeit beziehenden Untersuchungen von Miß DURHAM sind zahlreich und sehr variiert. Wir wollen indes hier nur einzelne wenige erwähnen, die für den Nachweis der Dominanz entscheidend sind. DURHAMS dominante Schecke sind alle Abkömmlinge eines und desselben Paares, eines mit einer schwarzäugig-weißen Maus gepaarten rußiggelb und weißen Schecks. Ob beide das Gen der dominanten Scheckigkeit enthielten, oder nur ein Elter und welcher, bleibt ungewiß.

Vier scheckige Abkömmlinge dieses Paares wurden mit vier einfarbigen Mäusen gepaart und zeugten in F_1 8 einfarbige und 13 Schecke. Dies ließ einigermaßen vermuten, daß die Schecke Heterozygoten sind, mit der Scheckigkeit als dominantem Merkmal gegenüber der Einfarbigkeit.

Acht Kreuzungen der F_1 -Schecke untereinander lieferten 12 einfarbige Mäuse und 44 Schecke, während theoretisch unter der Annahme, daß die Schecke Heterozygoten waren (mit dem dominanten Gen der Scheckigkeit und dem rezessiven der Einfarbigkeit), 14 Einfarbige und 42 Schecke zu erwarten waren.

XIII. Gegenseitige Abstoßung von Farbfaktoren. Hagedoorn.

In seiner Abhandlung vom Jahre 1911 berichtet Hagedoorn über eine Serie von Experimenten, deren Ergebnisse für eine Faktorenabstoßung sprechen. Gewöhnlich erzeugen Tiere, welche diheterozygotisch sind (zwei Faktoren heterozygotisch führen, $Aa Bb$), vier Sorten von Gameten AB , Ab , aB und ab . Kreuzt man solche Diheterozygoten mit solchen Tieren, welchen die beiden betreffenden Faktoren homozygotisch fehlen ($aa bb$), so entstehen die vier entsprechenden Nachkommentypen. Wenn man beispielsweise wildgraue Mäuse, welche die Faktoren C und My heterozygotisch führen, mit cc -Albinos kreuzt, die den Faktor My überhaupt nicht besitzen (also $cc my my$), so erhält man vier Nachkommentypen, alle vier ungefähr gleich zahlreich, nämlich Wildgraue ($Cc My my$), Schwarze ($Cc my my$), Albinos mit My ($cc My my$) und Albinos ohne My ($cc my my$).

In einer besonderen Reihe von Experimenten waren die Erscheinungen abweichend. Es handelt sich um den wildgrauen Stamm mit $Cc My my$ -Mäusen, welcher durch Mutation (Verlust von My) entstanden war. Diese $Cc My my$ -Wildgrauen erzeugten Wildgraue, Schwarze und zwei Kryptotypen von albinotischen Nachkommen ($cc My my$ und $cc my my$) nicht im Zahlenverhältnis von $9 : 3 : 4$, sondern im Zahlenverhältnis von $2 : 1 : 1$. Im ganzen bestand die Nachkommenschaft aus 73 Wildgrauen, 37 Schwarzen und 32 Albinos. 13 dieser Albinos wurden durch Kreuzung mit Schwarzen analysiert. Es entstanden entweder lauter Wildgraue, oder Wildgraue und Albinos in gleicher Zahl, je nachdem die Schwarzen CC oder Cc waren. Niemals aber ging aus einer solchen Kreuzung eines Albinos ($cc My my$ oder $cc my my$) mit einer schwarzen Maus auch nur ein einziges schwarzes Junges hervor. Von farbigen Jungen aus solchen Familien erhielt HAGEDOORN im ganzen 89 wildgraue. Von diesen Wildgrauen wurden 31 Exemplare (vorwiegend Weibchen) genotypisch analysiert, indem sie mit vier Albinos gepaart wurden, von denen bekannt war, daß sie kein My führten (bei Kreuzung mit Schwarz keine Wildgrauen lieferten). Diese 31 wildgrauen Mäuse haben 49 Familien (Würfe?) mit 181 Jungen erzeugt, von denen 94 schwarz und 87 albinotisch, kein einziges wildgrau waren. Das beweist, daß die Faktoren C und My in dieser Familie niemals zusammen in eine und dieselbe Gamete gelangten.

PLATE hat (1912) die vorstehende Mitteilung HAGEDOORNS, speziell die Annahme einer Faktorenabstoßung, einer beachtenswerten Kritik unterzogen, auf die wir nur noch verweisen können.

XIV. Farben-Mutationen bei Mäusen. Cuénot. Hagedoorn u. a.

Es wurde bemerkt, daß gelegentlich, allerdings sehr selten, in der freien Natur von der Normalform abweichende Mäuse auftreten, die den Charakter einer der im vorstehenden erwähnten „Spielarten“ haben. So wird von dem gelegentlichen Auftreten von schwarzen, weißen, gelben, grauen Mäusen mit weißem Bauch und von Zobelmäusen berichtet. Das wären wohl „Mutationen“ im Sinne von DE VRIES, plötzlich, aus unbekannten Ursachen, auftretende, beim ersten Erscheinen erbliche, sprunghafte Modifikationen, die wohl auf dem Neuauftreten oder dem Schwunde von Genen beruhen. Es ist möglich, wenn nicht wahr-

scheinlich, daß alle mendelnden Merkmale der Mäuserassen — und die Mäuserassen unterscheiden sich nach unserem gegenwärtigen Wissen vielleicht nur durch solche Merkmale — Mutationen ihren Ursprung verdanken, und daß die Züchter nur schon vorhandene, spontan aufgetretene Merkmale fortgezüchtet haben.

Cuénot (1908) hat während vier Jahren eine große Anzahl Mäuse gezogen, die alle von einem und demselben Ausgangspaar abstammten, nämlich von einer grauen, wilden Hausmaus und einem von einem Händler gekauften Albino. Diese Stammelemente sowohl wie ihre Abkömmlinge waren in ihren Bewegungen durchaus normal. **CUÉNOT** war deshalb sehr erstaunt im Zwischenraum von einigen Monaten in zwei verschiedenen Familien zwei Tanzmäuse auftreten zu sehen, beide Weibchen, aber beide steril. Man könnte an Mutationen denken, aber **CUÉNOT** neigt eher zu der Ansicht, daß das Tanz-Gen durch den albinistischen Stammelement eingeführt worden ist, und daß erst nach vier Jahren der Zufall zu einer Verbindung von zwei Gameten mit dem rezessiven *o*-Gen geführt hat.

Hagedoorn (1908, 1909, 1911) hat wiederholt über Mutationen berichtet, die in seinen Mäusezuchten vorgekommen sind. Eine dieser Mutationen bezieht sich auf das Hervorgehen von schwarzen Tieren aus grauen. Es sei bemerkt, daß **HAGEDOORN** schon 1908 die Auffassung **CASTLES** teilte, nach welcher sich Schwarz von Grau durch das Fehlen eines besonderen Gens unterscheidet, welches die „Sprenkelung“ („barring“) der einzelnen Haare hervorruft, und welches wir *My* nennen. Die erste Mitteilung über die Verlustmutation von *My* war wohl wegen ihrer Kürze fast unverständlich. Auch die zweite war nicht ganz klar, wie **HAGEDOORN** selbst zugibt. Wir halten uns teilweise an die dritte (1911) und teilweise an die erste, die wir fast in extenso wiedergeben müssen.

Verlust des Sprenkelungsfaktors *My* durch Mutation. Die Familie, in welcher sich die Mutation ereignete, war mit Bezug auf das Sprenkelungsgen *My* homozygotisch und bestand aus wildgrauen und albinotischen (kryptomer wildgrauen) Mäusen. Die Angabe der folgenden Differentialformeln genügt: Wildgrau = $CCMMMyMy$ und albinotisch Wildgrau = $ccMMMyMy$. Die Familie stammte von einer wilden, wildgrauen Maus und einem Albino mit kryptomerem Wildgrau. Sie wurde viele Generationen hindurch durch Inzestzucht vermehrt. Jedes Elternpaar bestand aus Bruder und Schwester. Dieser Umstand erwies sich als wertvoll und günstig; denn als in einer bestimmten Zucht schwarze Junge auftraten, so war es sicher, daß diese Jungen nur zwei Großeltern, zwei Urgroßeltern usw. besaßen. Lebten diese Vorfahren noch (wie das tatsächlich der Fall war), so war es relativ leicht, ihre genotypische Konstitution durch geeignete Kreuzungsanalysen zu prüfen. Es ist kreuzungsanalytisch in der Tat leicht, sagt **HAGEDOORN**, eine wildgraue Maus, welcher die Differentialformel $CCMMMyMyPhPh$ zukommt, zu unterscheiden von einer ebensolchen, phänotypisch übereinstimmenden, wildgrauen Maus, bei welcher *My* heterozygotisch ist, also $CCMMMyMyPhPh$. Man braucht bloß eine Kreuzung entweder mit einer schwarzen oder mit einer braunen Maus vorzunehmen.

My My gekreuzt mit Schwarz oder Braun gibt, sagt HAGEDOORN, nur Grau (Wildgrau oder Zimtgrau), während *My my* gekreuzt mit Schwarz oder Braun zu gleichen Teilen Grau (Wildgrau oder Zimtgrau) und Schwarz (oder Braun) ergibt.

Auch in dieser dritten Darstellung ist offenbar etwas nicht in Ordnung, denn die von HAGEDOORN zitierten Kreuzungen müssen doch ergeben:

1. *CCMM My My Ph Ph* (wildgrau) \times *CCMM my my Ph Ph* (schwarz)
gibt lauter *CCMM My my Ph Ph* (wildgrau).

2. *CCMM My My Ph Ph* (wildgrau) \times *CCmm my my Ph Ph* (braun)
gibt lauter *CCMm My my Ph Ph* (wildgrau).

3. *CCMM My my Ph Ph* (wildgrau) \times *CCMM my my Ph Ph* (schwarz)
gibt 50 % *CCMM My my Ph Ph* (wildgrau) und 50 % *CCMM my my Ph Ph* (schwarz).

4. *CCMM My my Ph Ph* (wildgrau) \times *CCmm my my Ph Ph* (braun)
gibt 50 % *CCMm My my Ph Ph* (wildgrau) und 50 % *CCMm my my Ph Ph* (schwarz).

Wie braune und zimtgraue Mäuse entstehen sollen, ist mir unerfindlich. A. L.

Die Zahl der Jungen, welche HAGEDOORN bei jeder Probekreuzung erhielt, war immer größer als acht, und die zwei Tiere, von denen eines wenigstens zwei Gameten ohne *My* gebildet haben muß, ergaben bei Probekreuzungen allein 34, beziehungsweise 27 Junge, welche alle den Faktor *My* führten.

HAGEDOORN resumiert die Tatsachen folgendermaßen: Es wurde ein Paar grauer Mäuse gepaart. Ihre Differentialformel war *Cc My My*. Die Nachkommenschaft bestand aus sechs grauen und zwei albinotischen Jungen. Eines dieser grauen Jungen stellte sich später als heterozygotisch für *My* heraus, also *My my*. Auch eines der albinotischen Jungen desselben Wurfes erwies sich als heterozygotisch mit Bezug auf *My*, somit *cc My my*. Das heterozygotische Vorkommen von *My* bei diesen zwei Jungen von *My My*-Eltern kann nur durch die Annahme erklärt werden, daß einer der Eltern mindestens zwei Gameten ohne *My* (also *my*-Gameten) gebildet hatte, während dieser Elter im übrigen, wie die Probekreuzungen zeigen, nur *My*-Gameten hervorbrachte. — Aus den *Cc My my*-Mutanten ging ein Stamm schwarzer Mäuse (*Cc my my*) hervor. Das Auftreten dieser schwarzen Mäuse war es, welches zum erstenmal verriet, daß sich eine Mutation ereignet hatte.

Aus dem *cc My my*-Albino ging ein Stamm weißer Mäuse mit kryptomerem Schwarz (*MM my my*), also ein neuer Kryptotypus weißer Mäuse, hervor. In der Publikation vom Jahre 1908 finden sich nähere Angaben über die Art des Auftretens dieses Kryptotypus, die wir in getreuer Übersetzung reproduzieren wollen, da ja die Art des Auftretens wirklicher Mutationen auch heutzutage noch zu den unsichersten Fragen gehört.

„Ich besaß zu jener Zeit ein Paar Albinos, deren Eltern die gleichen, mit Bezug auf den Faktor *C* für Pigmentbildung heterozygotischen, wildgrauen Mäuse waren, von denen auch die mit Bezug auf das Sprengelungsgen *My* heterozygotische graue Maus geboren wurde. Diese Albinos lieferten bei Inzucht zwei Generationen hindurch stets nur Albinos, und jedes Individuum zeugte, gekreuzt mit Braun („chocolate“), in der *F*₁-Generation dominantes Braun.“

„Eine der beiden weißen Mäuse des erwähnten Paares wurde mit einem homozygotisch schwarzen Tier gekreuzt. In der *F*₁-Generation traten ausschließ-

lich wildgraue Heterozygoten auf, welche bei Inzucht in der F_2 -Generation Albinos, wildgraue Heterozygoten und schwarze Mäuse im typischen MENDELSchen Zahlenverhältnis 1 : 2 : 1 ergaben. Alle Albinos des Ausgangsstammes verhielten sich wie diese Maus. Die andere weiße Maus hingegen ergab, wenn schon gleicher Herkunft wie die ersterwähnte, bei Kreuzung mit homozygotisch Schwarz ein Gemisch von schwarzen und wildgrauen Jungen zu gleichen Teilen. Diese zweite weiße Maus war also offenbar mit Bezug auf My heterozygotisch.“

„Von den Albinos, die ich von diesem Paar gezüchtet hatte, erwiesen sich einige als von derselben Konstitution, indem sie, mit Schwarz gekreuzt, die gleiche Mischung von Schwarzen und Wildfarbenen ergaben.“

„Einige wenige Junge dagegen, die ich von zwei solchen weißen Mäusen erhielt, zeigten ein abweichendes Verhalten. Aus ihrer Kreuzung mit reinen schwarzen Mäusen gingen ausschließlich schwarze Junge hervor. Es war eine neue Sippe von Albinos entstanden, die sich von der Stammsippe nur durch ihr Verhalten bei der Kreuzung mit Schwarz unterschied.“

„Offenbar fehlte bei der neuen Sippe, wie bei der schwarzen, das Gen für Sprenkelung.“

„Da der erste mit Bezug auf den Sprenkelungsfaktor heterozygotische Albino dieselben Eltern hatte wie die erste mit Bezug auf den Sprenkelungsfaktor heterozygotische wildgraue Maus, so ist es klar, daß der Faktor für Sprenkelung zum mindesten bei zwei Gameten einer der Eltern untergegangen war.“

HAGEDOORN macht zum Schluß darauf aufmerksam, daß es sehr unwahrscheinlich ist, daß Mutationen sofort homozygotisch auftreten, da in diesem Falle beide Eltern abweichende Gameten gebildet haben müßten. Die Regel wird sein, daß sich eine abgeänderte Gamete mit einer nicht abgeänderten verbindet, und daß die Mutation also zuerst heterozygotisch auftritt.

Man wird sich wohl auch mit der dritten kurzen Darstellung noch nicht zufrieden geben können. Zwischen den aufeinanderfolgenden, auch für Eingeweihte schwer verständlichen Mitteilungen existieren sicher Widersprüche. Man wird immer noch wünschen müssen, daß HAGEDOORN den Verlauf aller in Betracht kommenden Zuchtversuche ganz genau darstellt, so daß man genau verifizieren kann. Hier ist Ausführlichkeit geboten und die Kürze war von Übel. Abgesehen davon, daß sie viel ganz unnötiges Kopfzerbrechen verursacht, wird sie daran schuld sein, daß viel mehr Druckerschwärze verbraucht wird, als dies bei sofortiger einläßlicher Darstellung der Fall gewesen wäre. Außerdem ist jede ganz sichere Angabe über eine wirkliche Mutation von der größten Wichtigkeit.

In seiner Arbeit vom Jahre 1911 („Genetic Factors etc.“) beschreibt HAGEDOORN auch die Entstehung einer Mutation durch Verlust des Faktors F .

Verlust des Faktors F durch Mutation. Es sei vorausgeschickt, daß sich der Verlust des Faktors F , nach HAGEDOORN, darin äußert (vgl. S. 544), daß das Haarkleid einer farbigen Maus nach der ersten Mauserung

von gleichmäßig zerstreuten weißen Haaren durchsetzt erscheint, die bisweilen auf Platten am Rücken und an den Seiten beschränkt sind. Solche *ff*-Tiere nennt HAGEDOORN „silvered“. Wir wollen sagen silberig.

HAGEDOORN erhielt eine silberig-schwarze Maus (*M my f*) von zwei schwarzen Eltern. Die nämlichen Eltern zeugten später wiederum eine silberig-schwarze Maus. Auch die Familie, in welcher die *ff*-Tiere auftraten, war von HAGEDOORN in strenger Inzestzucht wenigstens zwölf Generationen gezüchtet worden, so daß jede Maus immer nur zwei Großeltern, zwei Urgroßeltern, zwei Ururgroßeltern hatte, wie in den vorigen Versuchsreihen. Um möglicherweise den ersten Ursprung der silberig-schwarzen Mutation zu ermitteln, sah HAGEDOORN nach, ob die Urgroßeltern noch am Leben waren. In der Tat waren beide lebend und gesund. HAGEDOORN kreuzte nun die Urgroßmutter mit dem silberig-schwarz mutierten Männchen und erhielt in zwei Würfen von je sechs Jungen lauter schwarze Tiere. Er paarte auch den schwarzen Urgroßvater mit der mutierten silberig-schwarzen *ff*-Enkelin und später noch mit zwei ebensolchen Weibchen. Er erhielt so im ganzen fünf Würfe mit 24 lauter schwarzen Jungen. HAGEDOORN glaubt, daß diese Zahlen groß genug sind, um zu beweisen, daß beide Urgroßeltern homozygotisch *FF* waren. HAGEDOORN kreuzte auch den schwarzen Großvater der beiden silberig-schwarzen Mutanten (Sohn der *FF*-Urgroßeltern) mit zwei silberig-schwarzen Weibchen und erhielt neun Junge, von denen fünf silberig-schwarz waren. Dieser Großvater war also offenbar mit Bezug auf *F* heterozygotisch, und es muß also eine urgroßelterliche Maus wenigstens eine Gamete erzeugt haben, in welcher der Faktor *F* fehlte.

Wahrscheinlicher Verlust des braunen Faktors *Ph* (*B* bei HAGEDOORN) durch Mutation. HAGEDOORN berichtet (1911): In einer Inzestzuchtfamilie von komplett homozygotischen, wildgrauen Mäusen wurde eines Tages ein gelbgraues, weibliches Junges geboren. Dieses Weibchen wurde mit einem wildgrauen Männchen der nämlichen Familie gepaart und zeugte ausschließlich wildgraue Nachkommenschaft, welche bei Inzucht annähernd 25 % gelbgraue Nachkommenschaft ergab. Eine Rückkreuzung solcher gelbgrauer, weiblicher Mutanten, *ph ph My My*, mit dem wildgrauen Urgroßvater zum Zwecke der genotypischen Analyse desselben war unmöglich, da dieser gestorben war. Bei der Kreuzung der wildgrauen Urgroßmutter hingegen mit einem gelbgrauen Nachkommen ergaben sich elf lauter wildgraue Junge. Bei der Kreuzung einer gelbgrauen Maus (*M My ph*) mit einer braunen (*m my Ph*) erhielt HAGEDOORN wildgraue (*M m My my Ph ph*), die bei Inzucht alle möglichen Kombinationen der in Betracht kommenden drei Faktoren lieferten: Wildgrau (*M My Ph*), Gelbgrau (*M My ph*), Zimtgrau (*m My Ph*), Schwarz (*M my Ph*), Hellorange (*m ph My*), Schildpatt („tortoise“) (*ph M my*), Braun (*m my Ph*) und Orange (*m my ph*) ungefähr im Zahlenverhältnis 27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1.

Man vergleiche besonders auch das über das Auftreten der Weißbauchmäuse (Art. X, CUÉNOT, MORGAN) und über die Zobelmäuse (Art. IX, Miß DURHAM) Gesagte. Dieses Auftreten ist nach der Darstellung der Autoren ein durchaus mutationsartiges.

XV. Die Bewegungsweise der japanischen Tanzmäuse (*Souris valseuses*, waltzing mice). Haacke. von Guaita. Darbshire. Cuénot. Plate. Hammerschlag.

Die japanischen Tanzmäuse (Taf. IV, S. 520, Fig. 2, 4, 6, 10) sind schon seit längerer Zeit Lieblinge der Terrarienfreunde und seit HAACKE und GUAITA oft auf ihre Erblichkeitsverhältnisse untersucht worden, besonders von HAACKE (1895, 1897, 1906), von GUAITA (1900), DARBISHIRE (1902—1905), CUÉNOT (1908) und neuerdings (1910, 1912) von VIKTOR HAMMERSCHLAG. Sie sind eine Varietät der Hausmaus und stammen aus Japan. Ihre erste Entstehung ist aber unbekannt. Es ist eine schwächliche, kleine Rasse. Die Tiere laufen unsicher und wackeln mit dem Kopfe. Dabei ist ihr Lauf nicht geradlinig, sondern stets mehr oder weniger kreisförmig. Von Zeit zu Zeit drehen sie sich oft hintereinander rasch, wie toll, im Kreise, nicht unähnlich einem Kätzchen, welches auf seinen Schwanz Jagd macht. Die Tanzmäuse der Händler sind fast immer schwarz-weiße Schecke. Das Gebaren dieser Tiere ist streng erblich. Tanzmäuse, untereinander gepaart, geben immer und unter allen Umständen ausschließlich wieder Tanzmäuse. Alle Tanzmäuse sind taub; vielleicht haben einzelne hie und da noch geringe Hörreste. Die anatomische Grundlage der Tanzmauscharaktere ist wiederholt untersucht worden, so namentlich von ALEXANDER und KREIDL und neuerdings von E. C. C. VON LENNEP (1910). Sie liegt in einem Defekt des Gehörlabyrinthes. Dabei hat man sich zu erinnern, daß nach den Untersuchungen der letzten Jahrzehnte das Labyrinth nicht nur ein Gehörorgan und überhaupt nicht ein einfaches Organ, sondern eine Gruppe von Sinnesorganen ist, welche neben den verschiedenen Hörfunktionen auch verschiedenartige Funktionen der räumlichen Orientierung besorgt. Aus LENNEPS Untersuchungen geht hervor, daß die pathologisch-defektive Veränderung des Labyrinthorgans erst kurz nach der Geburt beginnt, und zwar symmetrisch. Die Veränderung beschränkt sich auf den unteren Teil des Labyrinths. Sie beginnt in der Stria vascularis, welche wahrscheinlich ein sekretorisches Organ ist, das die Endolympe absondert, welche ihrerseits die Sinnesgewebe ernährt. Die Folge der Degeneration der Stria vascularis ist die Degeneration des CORTISCHEN Organs, von dem sich dieselbe zentralwärts auf die Ganglienzellen des Ganglion spirale fortsetzt. Wir wollen noch erwähnen, daß die Otolithkristalle auf der Macula acustica größer sind als bei der gewöhnlichen weißen Maus und daß, nach HAMMERSCHLAG, der Fundus oculi stets albinotisch ist, d. h., daß das Chorioidealpigment (nicht das Retinapigment) fehlt. HAMMERSCHLAG ist überhaupt geneigt, die hereditäre Taubheit, die gelegentlich mit Albinismus vergesellschaftet erscheint, für eine Teilerscheinung im Bilde einer allgemeinen Degeneration zu halten.

Der Tanzmauscharakter ist gegenüber dem normalen Gebaren vollkommen rezessiv. Wir können in Anlehnung an die ältere Darstellungsweise von einem Gen für den Tanzmauscharakter sprechen, es mit kleinem *o* (Orchematogen) bezeichnen und ihm das dominante Gen groß *O* (Orthogen) für das normale Verhalten gegenüberstellen. Vorläufig mag freilich als passender erscheinen, das Gen für die normale Ausbildung der betreffenden Labyrinth- und anderer Teile als *O* und das Fehlen dieses Gens (Labyrinthdefekt) als *o* zu bezeichnen. Kreuzt man eine *o*-Maus mit

einer *O*-Maus, so erhält man in der F_1 -Generation lauter normale *O*-Mäuse, aber in der F_2 -Generation, wo *o*- und *O*-Mäuse im Zahlenverhältnis von 1 : 3 zu erwarten sind, bekommt man immer zu wenig *o*-Mäuse: von **Guaita** zählte unter 44 F_2 -Mäusen nur acht Tanzmäuse (18 %), **Darbshire** unter 555 nur 97 (17 %) und **Cuénot** unter 92 nur 21 (22,8 %). Ähnliches berichtet **Plate** (1910 b, S. 556): „Nach den Ergebnissen meiner Zuchten wird (bei Kreuzung von normalen mit Tanzmäusen) die MENDELSche Proportion (3 : 1 in der F_2 -Generation) nicht eingehalten, sondern es müssen verwickeltere Verhältnisse zugrunde liegen.“ Ebenso hat auch **HAMMERSCHLAG**, worüber nachher im Zusammenhang mit anderen Dingen berichtet wird, eine sehr starke Abweichung vom Zahlenverhältnis 3 : 1 konstatiert.

Die Zucht der Tanzmäuse begegnet ansehnlichen Schwierigkeiten, da die Tiere eine schwächliche Konstitution haben und die Sterblichkeit im frühesten Alter eine sehr große ist. Diese Erscheinungen zeigen sich sogar, wenn auch in geringerem Maße, bei den nicht tanzenden Hybriden *Oo*. Sie erklären genügend, so möchte man glauben, das Defizit an Tanzmäusen in der F_2 -Generation aus einer Kreuzung $OO \times oo$. **CUÉNOTS** Zahlen für die Tänzer sind ganz sicher deshalb die größten, weil er die Tanzmäuse schon sehr frühzeitig, wenn sie eben die Fähigkeit zu laufen erlangt hatten, diagnostizierte.

Wir wollen nun über die **Hammerschlagschen** Zuchtversuche, die er 1906 begonnen und über die er 1910 (Separatabdruck) und 1912 berichtet hat, ausführlicher referieren. **HAMMERSCHLAG** ging aus von einer schwarzgefleckten, weißen, männlichen Tanzmaus und zwei gewöhnlichen, einfarbig-weißen, weiblichen Mäusen (Albinos). Die weißen Mäuse waren zweifellos, wie das ja durchaus die Regel ist, kryptomer einfarbig-wildgrau. Sie waren weder taub, noch Tänzer, sondern normale „Laufmäuse“. Die Resultate seiner Untersuchungen bestätigten durchaus, was wir schon wissen, 1. daß Färbung in irgendeiner Form über Albinismus (Fehlen jeglicher Farbe) dominiert, 2. daß Einfarbigkeit über Scheckzeichnung dominiert, 3. daß Grau (Wildgrau) über Schwarz dominiert (epistatisch ist) und 4. daß das normale Verhalten einer gewöhnlichen Hausmaus über den speziellen Symptomkomplex der Tanzmäuse dominiert.

Aus den genannten P_1 -Eltern erhielt **HAMMERSCHLAG**, wie zu erwarten, eine F_1 -Generation, die uniform aus einfarbig wildgrauen Laufmäusen bestand. Von dieser F_1 -Generation benutzte er acht Exemplare zur Nachzucht und erhielt 123 F_2 -Junge, von denen sechs wenige Tage nach der Geburt eingingen, so daß ihr Tanz-, bzw. Laufmauscharakter nicht festgestellt werden konnte. Drei von diesen sechs waren grau, drei weiß. Unter den übrigen 117 F_2 -Individuen zeigten sich folgende neun Phänotypen (theoretisch waren zehn zu erwarten) in folgender Anzahl:

1. Graue einfarbige Laufmäuse	51
2. Graue einfarbige Tanzmäuse	12
3. Schwarze einfarbige Laufmäuse	13
4. Schwarze einfarbige Tanzmäuse	2
5. Weiße Laufmäuse	20
6. Weiße Tanzmäuse	6
7. Grau-weiße Laufmäuse	10
8. Grau-weiße Tanzmäuse	1
9. Schwarz-weiße Laufmäuse	2
10. Schwarz-weiße Tanzmäuse	0

HAMMERSCHLAG bemerkt zum fehlenden, schwarz-weißen Tanzmaustypus: „Das ist aber bei der mathematisch festzustellenden Seltenheit dieser Form (denn sie ist die Vereinigung aller rezessiven Merkmale) nicht zu verwundern. In einer anderen Versuchsreihe wurde ein solches Individuum erzielt. Es war noch debiler als die Stammform und erwies sich als steril.“

HAMMERSCHLAG hat nun die oben erwähnten F_2 -Phänotypen, soweit es das Material erlaubte, durch Inzucht zu vermehren und F_3 -Generationen zu erzielen gesucht. Mit sehr verschiedenem Erfolg. Überall wurden die Resultate früherer Forscher bestätigt, wie aus folgender kurzer Zusammenfassung hervorgeht: Albinotische Tiere ergaben miteinander fortgezüchtet immer nur albinotische Nachzucht. Tanzmäuse ergaben mit Tanzmäusen gekreuzt immer nur Tanzmäuse, und gescheckte Tiere untereinander fortgezüchtet ergaben stets nur Schecken. Ferner erwies sich die graue Farbe der schwarzen übergeordnet, insofern, als man aus grauen Tieren stets auch schwarze züchten konnte. Nie aber erhielt Verf. von schwarzen Tieren graue Nachkommen.

Wenn nun das Auftreten der verschiedenen Phänotypen und die Häufigkeit ihres Auftretens, letztere nur sehr im großen und ganzen, den theoretischen MENDELSchen Erwartungen entsprach, waren die Abweichungen vom theoretischen Zahlenverhältnis zum Teil sehr stark. In F_2 stellte sich das Verhältnis der Lauf- zu den Tanzmäusen wie 96 : 21, d. h. wie 4,57 : 1, anstatt wie 3 : 1. Die gefärbten Mäuse (einfarbige und gescheckte) verhielten sich zu den albinotischen wie 94 : 29, d. h. wie 3,24 : 1. Theoretisch sei das Zahlenverhältnis der einfarbigen, gescheckten und albinotischen wie 9 : 3 : 4. In Wirklichkeit war es 81 : 13 : 29, d. h. wie 9 : 1,44 : 3,22.

Als Cuénot (1908) seine Untersuchungen über die Erbllichkeit der Drehbewegung abgeschlossen hatte und es ihm nicht mehr daran lag, Tanzmäuse zu besitzen, ging dieser Charakter in seinen Kulturen rasch und scheinbar vollständig unter. Er glaubt aber, daß er gelegentlich wieder auftreten wird.

XVI. Erbllichkeitsverhältnisse der Körpergröße. Morgan.

Es ist bekannt, daß die Tanzmäuse immer ansehnlich viel kleiner sind, als die gewöhnlichen Läufer. Ohne genauere Messungen glaubte Morgan (1911) doch feststellen zu können, daß die F_1 -Heterozygoten einerseits größer als die reinen Tanzmäuse und andererseits vielleicht nicht so groß, wie unsere gewöhnlichen Hausmäuse sind. In der F_2 -Generation traten neben intermediären Mäusen auch wieder solche auf, welche ebenso groß wie die gewöhnlichen Laufmäuse und solche, welche ebenso klein wie die reinen Tänzer waren. Es scheint also, daß die Körpergröße, wenigstens bis zu einem gewissen Grade, ebenfalls ein spaltendes Merkmal ist. Vergleiche den Abschnitt über die Polymerie.

XVII. Die nackten oder Rhinocerosmäuse, wahrscheinliche Mutationen. Gaskoin. Allen. Bateson and Campbell.

Wir zitieren ausführlich einige Angaben über nackte oder „Rhinocerosmäuse“, vornehmlich zu dem Zweck, die Aufmerksamkeit der experimentellen Zoologen auf diese interessante Mutation zu lenken.

Schon **Gaskoin (1856)** hat, worauf **ALLEN (1904)** aufmerksam macht, eine solche Maus beschrieben und abgebildet. Sie ist ganz nackt, mit Ausnahme von wenigen Schnurrhaaren. Die Haut bildet eine Reihe querer Runzeln und eine breite Längsfalte vom Vorder- zum Hinterbein, welche die Beine locker bedeckt. Die mikroskopische Untersuchung der Haut hat, nach **GASKOIN**, keine Spur von Haaren oder Haarfollikeln ergeben. Zwei Individuen dieses Typus, ein Männchen und ein Weibchen, wurden von einem Arbeiter an einem Strohhaufen in einem Walde unweit Taplow Paper Mills (England) gefangen. Das Weibchen war trächtig und gebär nach einer Woche fünf Junge, alle von dem nämlichen „Rhinoceros-typus“. Ein ähnliches Exemplar, das im Museum des College of Surgeons aufbewahrt wird, wurde 1820 in einem Feuerherd aufgefunden. Auch **Allen (1904)** erhielt eine solche Maus, die in einem Hause in Boston gefunden worden war, wo man sie zusammen mit einer weißen und einer schwarz und weißen Maus gesehen hatte (Fig. 121). Leider starb sie ohne Nachkommenschaft. Die Haut war weich und, ganz wie bei **GASKOIN**s Exemplaren, mit einer Anzahl von Schnurrhaaren und wenigen Haaren auf der distalen Seite der Ohren. **ALLEN** berichtet noch über folgende Erfahrung. Bei seinen Zuchtversuchen gebär eine gewisse normalhaarige Maus einen Wurf von Jungen, welche, nachdem sie ihr erstes Haarkleid bekommen hatten, eins nach dem anderen krank wurden und zugrunde gingen, bis auf ein einziges Exemplar. Dieses Individuum verlor sehr früh alle Haare mit Ausnahme eines dürrtigen Besatzes an Ohren, Nase, Füßen und Schwanz. Bald traten die queren Runzeln und die seitliche Hautfalte auf. Zweifellos wäre eine typische Rhinocerosmaus entstanden. Aber das Tier starb auf diesem Stadium.

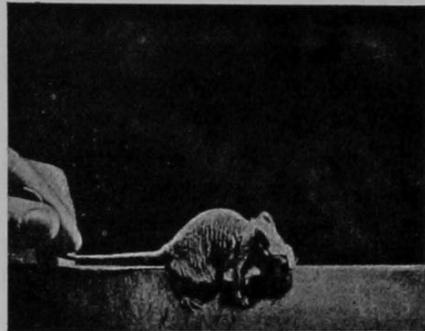


Fig. 121.

Eine nackte Maus, auch Rhinocerosmaus genannt. Nach G. M. ALLEN, 1904.

Bateson (1909) berichtet nach Mitteilungen, die er von **Archibald Campbell**¹⁾ erhalten, daß von Zeit zu Zeit unbehaarte Mäuse mit runzlig gefalteter Haut („thrown up into corrugated folds“) beobachtet werden, und er hat selbst solche Mäuse lebend von **CAMPBELL** erhalten. Bei den Jungen wächst zuerst in normaler Weise ein Haarkleid, das aber dann bei Eintritt der Geschlechtsreife ausfällt. Gegenüber dem normalen behaarten Zustand ist, nach **CAMPBELL**, der nackte rezessiv. Ein Versuch **BATESON**s, die nackten Mäuse zu kreuzen, mißlang.

¹⁾ **CAMPBELL** selbst hat, wie ich nachträglich finde, 1907 im „Zoologist“ (S. 1—3) Mitteilungen über und 9 Abbildungen (nach Photographien) von nackten Mäusen veröffentlicht. Er nennt die Form *Mus musculus* var. *nudo-plicatus*.

XVIII. Vererbbarkeit von Traumen. Hammerschlag.

Hammerschlag (1912) berichtet kurz über folgende uns interessierende Erscheinungen über Vererbbarkeit bei Traumen. Einem Tanzmausmännchen, aus einer größeren Zucht von gewöhnlichen japanischen Tanzmäusen, ging durch Abschnürung ein Hinterbein verloren. Das Bein wurde gangränös und starb ab. Verf. erhielt von diesem Männchen einen Wurf von vier Tanzmäusen, die alle mißgebildet waren. Zwei von diesen, ein Pärchen, konnte er aufziehen. (Die Abhandlung enthält drei Abbildungen dieser Zucht.) Die Nachkommenschaft zeigte keinerlei Mißbildungen. Die Mißbildungen liefen im wesentlichen auf eine Verkürzung des Schwanzes, sowie auf eine Mißbildung verschiedener Extremitäten hinaus.

XIX. Vererbung der Empfänglichkeit der Mäuse für Tumoren. Tyzzer. Cuénot und Mercier.

Über die Vererbung der Empfänglichkeit der Mäuse für überpflanzte Tumoren hat **E. E. Tyzzer (1909)** eingehende Untersuchungen angestellt. Die offenbar sehr wertvolle Abhandlung stand uns leider nicht im Original zur Verfügung. Wir verwenden deshalb das zweifellos sehr genaue Referat, welches **R. C. Punnett** in der Zeitschrift für indukt. Abstammungslehre, Bd. IV, S. 296—297 veröffentlicht hat.

Tyzzer's Experimente zerfallen in drei Serien, je nachdem er **Jensen**-, **Ehrlich** II- oder japanische Tumoren verwendete. Es handelt sich, wie aus einem anderen Referat hervorgeht, um Carcinome.

Tyzzer inokulierte gleichzeitig sowohl den **Ehrlich**- und den **Jensen**-Tumor einer Anzahl gewöhnlicher Mäuse von Providence und einer Anzahl von Mäusen, die aus der Paarung einer Buffalo-Maus mit einem Exemplar von Cambridge hervorgegangen waren.

Der Tumor **Ehrlich** wuchs bei 30 % der Providence- und bei 50 % der Buffalo-Cambridge-Mäuse, während der Tumor **Jensen** sich zwar bei 40 % der Buffalo-Mäuse entwickelte, aber bei keiner einzigen von den 12 verwendeten Providence-Mäusen.

Tyzzer zog von den unempfindlichen Tieren beider Sippen Nachkommenschaft, die er wiederum inokulierte. Aber weder die Nachkommenschaft der einen noch die der anderen Sippe war in allen Exemplaren immun. Doch stellte es sich heraus, daß ein merklich geringerer Prozentsatz der Providence-Mäuse empfänglich war. Die Zahl der Versuchstiere war immerhin klein. Der Verf. verspricht noch weitere Versuche darüber anzustellen, ob es möglich ist, einen reinen, immunen Stamm zu züchten.

Die bemerkenswertesten Ergebnisse erzielte der Verf. mit japanischen Tanzmäusen.

Bei einem Versuch inokulierte er den nämlichen **Jensen**-Tumor a) fünf gewöhnlichen normalen Mäusen, b) fünf Tanzmäusen und c) zehn F_1 -Mäusen aus der Kreuzung Normal \times Tanzmaus, von denen fünf eine normale Maus, fünf eine Tanzmaus als Mutter hatten. Mit folgendem Resultat: Der Tumor wuchs bei

vier von den fünf normalen Mäusen, aber bei keiner einzigen Tanzmaus und bei keinem einzigen F_1 -Hybriden. Eine zweite Inokulation hatte nur bei einem F_1 -Hybriden Erfolg.

Eine ähnliche Reihe von Versuchen führte TYZZER mit dem Tumor EHRLICH aus. Der Tumor gedieh bei allen fünf normalen Mäusen, blieb aber bei vier von den fünf Tanzmäusen sehr klein und versagte bei der fünften gänzlich. Bei fünf von den zehn F_1 -Hybriden versagte er, bei den fünf anderen wuchs er nur wenig.

Die normalen und die Tanzmäuse verhalten sich also gegenüber den Tumoren verschieden und die Hybriden verhalten sich wie ihre Tanzmauseltern. Die Tatsache, daß die Hybriden aus den reziproken Kreuzungen sich gleich verhalten, scheint zu zeigen, daß das Geschlecht bei der Vererbung der Empfänglichkeit keine Rolle spielt.

Da die Inokulationsversuche mit dem Japan-Tumor präzisere und reichere Resultate lieferten, so wurden besonders zahlreiche Versuche mit diesem Tumor angestellt, für den die Tanzmäuse besonders stark empfänglich sind. Von 145 infizierten Tanzmäusen blieben nur drei refraktarisch, während sich der Tumor bei keiner einzigen von 48 normalen Mäusen entwickelte. Die F_1 -Hybriden erbten die große Empfänglichkeit von ihren Tanzmauseltern, ja der Tumor wuchs bei einem noch größeren Prozentsatz derselben, indem die Inokulation bei einer einzigen von 70 F_1 -Mäusen erfolglos blieb.

TYZZER zog aus dieser F_1 -Generation eine F_2 -Generation, von der 54 Exemplare inokuliert wurden. Kein einziges von diesen erwies sich als empfänglich, und zwar zeigten sich die resurgenten F_2 -Tänzer so unempfindlich wie die F_2 -Normalen. Auch die aus F_2 -Tieren gezogenen 16 Individuen der F_3 -Generation erwiesen sich als refraktarisch.

Bei diesen Experimenten gehörten alle normalen Mäuse einem und demselben Stamm an.

TYZZER züchtete dann noch 13 F_1 -Individuen durch eine Kreuzung der Tanzmaus mit normalen Mäusen anderer Herkunft. Die Inokulation ergab bei fünf von ihnen ein positives und bei acht Exemplaren ein negatives Resultat. Dieses Resultat weist darauf hin, daß möglicherweise hinsichtlich der Empfänglichkeit konstitutionelle Verschiedenheiten zwischen sonst nicht unterscheidbaren Stämmen existieren.

Auch L. Cuénot und L. Mercier (1910) haben die Erblichkeit der Infektionsfähigkeit mit Carcinom an Mäusen studiert. Wenn man Stücke von Krebsgeschwülsten (Tumor B) auf Mäuse überträgt, so erweist sich der prozentische Erfolg als augenscheinlich kapriziös. Dies hängt mit Erblichkeitsverhältnissen zusammen. Jede Maus hat die Eigenschaft, auf ihre Nachkommen eine gewisse Disposition zur Annahme des eingepfropften Carcinoms zu übertragen. Nach dem Grade dieser Empfänglichkeit konnte man Sippen oder Linien bei den Mäusen unterscheiden. Die stark empfänglichen Sippen wären etwa diejenigen, bei welchen in 80–100% von Übertragungen Erfolg zu konstatieren ist, während die wenig empfänglichen nur 0–20% Erfolge aufweisen. Es

ist den Autoren mit vieler Mühe gelungen, einige wenige Pärchen von stark und von schwach empfänglichen Mäusen zu isolieren, bei denen jeweiligen Männchen und Weibchen ungefähr den gleichen Grad von Empfänglichkeit zeigten. Innerhalb jeder Sippe wurde freie Paarung zugelassen (also Massenzucht, nicht Individualzucht). In der wenig empfänglichen Sippe erhielten die beiden Forscher Nachkommen, von denen 103 Individuen mit Tumor B inokuliert wurden. Von diesen haben 17 den Tumor angenommen, mithin 16,5 %.

Von der stärker empfänglichen Sippe wurden 89 Mäuse inokuliert, und zwar gleichzeitig mit den 103 Mäusen der wenig empfänglichen Sippe und mit denselben Geschwulststücken; 76 haben den Tumor angenommen, also 85,3 %.

Offenbar, sagen die Verf., finden sich gewisse gemeinsame Faktoren für das spontane Auftreten des Carcinoms und für die Entwicklung desselben nach Übertragung. Wenn dem so ist, so geht aus den Versuchen hervor, daß die Erbllichkeit eine Rolle spielt. Die Verf. sind Anhänger der Hypothese des parasitären Ursprungs des Carcinoms. Offenbar ist das Maß der Empfänglichkeit gegen parasitäre Infektion, wie gegen Infektion durch Inokulierung, erblich.

Wir ergänzen diese Mitteilungen nach den neueren Angaben von Cuénot (1911) in der Brünner MENDEL-Festschrift. Es interessiert zu wissen, daß der im Institut PASTEUR kultivierte Tumor B ein raschwüchsiger ist, drei Wochen nach der Einpflanzung den Umfang einer großen Nuß erreichen und nach zwei Monaten schwerer als die infizierte Maus selbst sein kann, welche daran zugrunde geht. Bei der Einpflanzung eines Cancerstückes aus der proliferierenden Partie eines Tumors unter die Haut einer gesunden Maus geschieht von zwei Dingen das eine oder das andere. Entweder entwickelt sich das Transplantat nicht weiter und wird in diesem Falle in spätestens 10 Tagen resorbiert oder der Tumor gedeiht und läßt sich dann schon nach 10 Tagen fühlen. Intermediäre Fälle sind so selten, daß man sie vernachlässigen kann. Bisweilen sistiert das Wachstum des Tumors. Er kann dann langsam resorbiert werden und verschwinden. Das geschieht besonders bei Weibchen, welche zahlreiche Junge säugen. Es scheint eine Nahrungskonkurrenz zwischen den funktionierenden Milchdrüsen und dem Tumor einzutreten.

Die Empfänglichkeit der Mäuse für Tumorerkrankung ist sowohl vom Geschlecht wie von der Haarfarbe völlig unabhängig.

CUÉNOT macht darauf aufmerksam, daß schon die vorläufigen Versuche ergeben, daß es sich nicht um einen Fall eines einfachen MENDELSchen Monohybridismus mit Dominanz des einen Merkmals handeln kann. Denn es gibt keine rezessiv-merkmaligen Homozygoten, die als solche rein weiter zeugen würden. CUÉNOT hat nun auch die Methode der Individualzucht befolgt und ganze Stämme oder Linien gezüchtet, deren Ausgangspunkt ihm bekannt war. Auch auf diese Weise hat er nie Stämme erhalten, deren Mitglieder ausnahmslos refräktär oder ausnahmslos empfänglich gewesen wären.

Es sei noch nachgetragen, daß die für die Infektion empfindlichen Mäuse so gezüchtet wurden, daß zuerst das Vorhandensein des sich entwickelnden Krebses durch Palpation festgestellt und der Krebs sodann operiert wurde.

Die neue Statistik über die Vererbung der Infektionsdisposition enthält folgende Daten.

Die wenig empfänglichen Stämme ergaben 114 Junge, von denen sich nur 19, d. h. 16,6 %, selbst wieder als empfänglich erwiesen.

Die stark empfänglichen Linien lieferten bis anhin 125 Junge, von denen sich 105 mit Erfolg infizierten, somit 84 %. Diese Prozentsätze erhalten sich in den verschiedenen Generationen und verschiedenen Würfen ungefähr unverändert.

Wichtig ist folgende Feststellung: Die Eigenschaft, eine wenig empfängliche oder eine sehr empfängliche Linie hervorzubringen, gehört zur genotypischen Konstitution der Eltern, hat aber mit ihrem persönlichen Verhalten gegenüber dem Pfropfstück nichts zu tun. Refraktäre Mäuse, welche einer sehr empfänglichen Linie angehören, haben prozentualisch ebenso viele leicht empfängliche Nachkommen, wie leicht empfängliche Mäuse derselben Sippe. Und umgekehrt. Beispiele:

1. Von 26 Mäusen von refraktären Eltern aus leicht infizierbarem Stamme wurden 25 mit Erfolg infiziert.

2. Von 17 Mäusen, deren Eltern aus den seltenen empfänglichen Exemplaren eines refraktären Stammes ausgewählt waren, ließen sich nur zwei mit Erfolg infizieren.

Es ist CUÉNOT bekannt, daß seine Resultate nicht mit denen TYZZERS übereinstimmen.

XX. Schwanzknick-Mutationen bei Mäusen. Plate.

Plate (1910 b, S. 578 ff.) hat in seinen Mäusezuchten das Auftreten einer eigentümlichen, erblichen Abänderung, einer Schwanzknick-Mutation, oder, nach seiner Terminologie, einer Schwanzknick-Blastovariation bemerkt (Fig. 122, S. 588). Der Schwanz erscheint an einer, zuweilen auch zwei oder sogar drei Stellen bald mehr bald weniger deutlich geknickt. Die Lage der Knickungsstelle ist sehr variabel. Solche geknickte Schwänze sind in PLATES Zuchten in drei verschiedenen Familien aufgetreten, die aber sehr wahrscheinlich alle entfernt miteinander verwandt sind, da sie sich zurückführen lassen auf einige wohl sicher nahe verwandte weiße Mäuse, welche PLATE zusammen mit zwölf gelben und schokoladebraunen anfangs März 1908 in einer Tierhandlung gekauft hatte, und die sich damals mit vielen anderen zusammen in einem und demselben Zuchtkasten befunden hatten. Wo nun diese weißen Mäuse oder ihre direkten Nachkommen mit silbernen, gelben oder braunen Mäusen gepaart wurden, trat der Schwanzknick-Charakter zwei, drei oder vier Generationen später plötzlich hervor. PLATE hält es nun für sehr wahrscheinlich, daß die Abänderung schon in jenen weißen Stammformen latent enthalten war. In Übereinstimmung mit der DE VRIESSchen Theorie von einer Prämutationsperiode nimmt er an, „daß im Keimplasma eines Tieres plötzlich eine Veränderung vor sich gehen kann, die aber zunächst latent bleibt, aber später bei vereinzelter Nachkommen hervorbricht und dann vielfach einen hohen Grad von Erblichkeit zeigt.“

PLATE veröffentlicht die genauen Stammbäume der drei Familien, in denen die geknickten Schwänze auftraten. Wir glauben auf deren Wiedergabe verzichten zu dürfen.

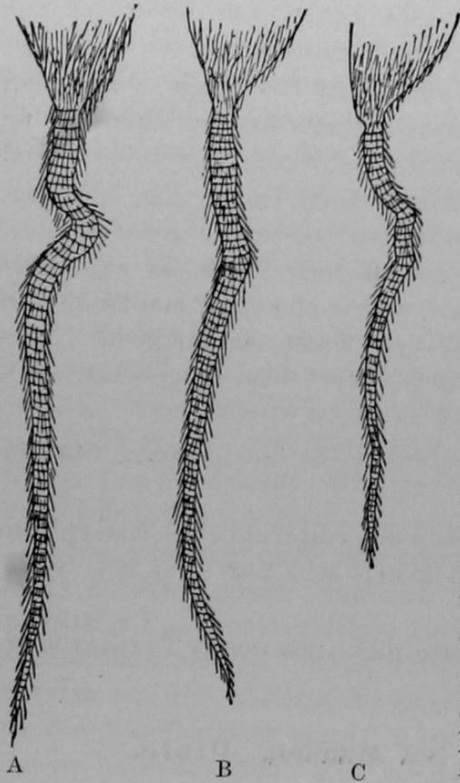


Fig. 122.
Knickschwänze von Mäusen in natürlicher Größe.

A u. B *Skv*, C 2 *Skv*. Nach PLATE 1910.

von 62 graugelben Tieren	waren 20 = 33 %	mit Schwanzknick
„ 24 gelben	„ 12 = 50 %	„ „
„ 17 silberfarbigen	„ 5 = 29 %	„ „
„ 12 weißgelben	„ 4 = 33 %	„ „

„Die reingelben neigen also offenbar ganz besonders zu dieser Abweichung, indem die Hälfte befallen wird, während die graugelben, weißgelben und silbernen nur zu $\frac{1}{3}$ erkranken.“

PLATE unterscheidet nach der Lage der Knickstelle drei Formen der Mißbildung. Knickstelle vor der Schwanzmitte *Skv*, ungefähr in der Mitte *Skm* und hinter der Schwanzmitte *Skh*. Es traten auf:

<i>Skv</i>	<i>Skm</i>	<i>Skh</i>	<i>Skv</i> + <i>Skh</i>	<i>Skm</i> + <i>Skh</i>	3 <i>Sk</i>
20mal	7mal	9mal	4mal	1mal	1mal

Es befindet sich also die Knickung in ungefähr der Hälfte aller Fälle an der Schwanzwurzel und ist hier immer auch besonders stark ausgeprägt.

„Die Weibchen erkrankten bedeutend häufiger (62 % = 26 Fälle) als die Männchen (38 % = 16 Fälle).“

Was die Verteilung der Mißbildung auf die verschiedenen Farbenrassen betrifft, so konstatierte er folgendes. Es fielen auf

Rötlich-graugelb	Gelb	Silbern
20	12	5
Weißgelb	Schwarz	
4	1	

„Unter diesen hatte nur das eine schwarze Tier schwarze Augen, alle übrigen hatten rote. Nach der Natur der Kreuzungen konnten schwarzäugige Individuen, also *Mo*-Formen, nur in wenigen Individuen auftreten, so daß der Schluß noch nicht sicher ist, daß die dunkeläugigen Rassen sich einer Art Immunität erfreuen; immerhin ist es wahrscheinlich, denn die sieben schwarzäugigen Nachkommen (drei wildfarbige und zwei zimtgelbe) eines Schwanzknick-Tieres waren sämtlich normal. Rechnet man zu den Schwanzknick-Tieren ihre normalen Geschwister hinzu und berechnet den Prozentsatz der pathologischen Individuen, so ergibt sich:

„Die Erblichkeit hängt in hohem Maße davon ab, ob beide Eltern oder nur einer einen Schwanzknick besitzt, und ob der normale Elter Geschwister mit *Sk* besitzt oder nicht“, wie aus folgender Tabelle hervorgeht, in der die Position b) allerdings nicht stimmt.

Eltern	Zahl der normalen Jungen	Zahl der <i>Sk</i> -Nach- kommen	Prozentsatz der <i>Sk</i> unter den Jungen
a) beide mit <i>Sk</i>	1	9	90 %
b) der eine <i>Sk</i> , der andere normal, aber Bruder oder Schwester von <i>Sk</i>	16	5	24 %
c) der eine <i>Sk</i> , der andere normal und nicht Bruder oder Schwester von <i>Sk</i>	19	10	34,5 %
d) beide Eltern normal, aber beide Ge- schwister von <i>Sk</i>	18	9	33 %
e) beide Eltern normal, aber der eine Bruder oder Schwester von <i>Sk</i>	6	1	14 %

Die Erscheinung, daß die Erkrankung um so seltener auftritt, je weniger direkt die Tiere mit einem *Sk*-Individuum verwandt sind, würde — sagt PLATE — für eine Art intermediärer Vererbung sprechen. Doch läßt sich keine Gesetzmäßigkeit erkennen und es wird auch „die Mißbildung nur im allgemeinen übertragen, nicht die besondere, bei den Eltern vorhandene Form derselben.“ Ein einfaches MENDELSches Zahlenverhältnis läßt sich nach PLATE nicht erkennen, doch lasse die große Variabilität der Mißbildung vermuten, „daß hier mehrere Erbeinheiten zugrunde liegen, die bei genauerer Analyse vielleicht doch noch auf das MENDELsche Schema zurückgeführt werden können.“ Wir dürfen sicher annehmen, daß PLATE selbst alle Möglichkeiten hinsichtlich des Ursprunges der Schwanzknicken sorgfältig erwogen hat, und daß der Gedanke eines traumatischen Ursprunges völlig ausgeschlossen ist.

XXI. Alfred Nägelis Zuchten kurzschwänziger und schwanzloser Hausmäuse. Lang. Daiber.

Über diese Zuchten habe ich (Lang) 1912 (S. 271—282) ausführlicher berichtet. Inzwischen sind die Versuche fortgesetzt worden, und ich will in meinen Bericht auch die bis zum August 1913 gewonnenen Resultate einschließen.

Am 7. April 1911 trat in einem Wurf von fünf Jungen normal langschwänziger Mäuseeltern, die Herr Alfred Nägeli, Präparator an den meiner Leitung unterstellten zoologischen Sammlungen der Universität, unterhielt, mutationsartig neben vier normal-langschwänzigen Geschwistern ein Männchen mit auf den zweiten bis dritten Teil der normalen Länge verkürztem Schwanz auf. Der Schwanz dieses Männchens, welches den Stammvater der NÄGELISchen Zucht darstellt, mißt beim erwachsenen Tier ca. 39 mm. Die normale Schwanzlänge schwankt bei den erwachsenen Männchen zwischen 78 und 95 mm, bei den Weibchen etwa zwischen 76 und 90 mm.

Der Vater des kurzschwänzigen „Mutanten“ war ein normalschwänziger Albino aus einem Stamm weißer Mäuse, den Herr NÄGELI gezüchtet hatte, ohne daß in dieser Zucht je Kurzschwänzigkeit beobachtet worden wäre. Die Mutter war eine braungelbe normalschwänzige Maus, welche Herr NÄGELI durch Vermittlung eines Herrn LEIBBRAND von einer Pariser Tierhandlung erhalten hatte. Die beiden Eltern waren am 15. März miteinander zur Zucht vereinigt worden. Die Mutter starb am 25. April 1911.

Herr NÄGELI hat nun, von dem kurzschwänzigen Stammvater ausgehend, umfassende Zuchtversuche angestellt, die immer noch im Gange sind.

Ich habe Herrn NÄGELI von Anfang an mit den Anforderungen bekannt gemacht, welche die exaktere moderne experimentelle Vererbungslehre an einwandfreie Zuchtversuche stellt, und er hat denn auch die Versuche durchaus von diesen Gesichtspunkten aus eingerichtet und durchgeführt: individuelle Stammbaumzucht, sorgfältige und rechtzeitige Isolierung der Zuchtpaare, genaue Registrierung, Konservierung aller abgestorbenen oder sonst disponibel werdenden Zuchtexemplare. Bei der Disposition der Zuchtversuche hat er stets meine Vor- und Ratschläge bereitwillig berücksichtigt.

Der „kurzschwänzige Mutante“ No. 3 (er starb hochbetagt als Mäusepatriarch und Stammvater von über 1000 Nachkommen vieler Generationen am 11. Oktober 1913 im Alter von 2 Jahren, 6 Monaten und 4 Tagen) wurde mit der einzig überlebenden normalschwänzigen Schwester No. 5 gepaart und zeugte mit ihr in elf sukzessiven Paarungen vom 7. April 1911 bis 5. Oktober 1912 stets sowohl normalschwänzige Junge als verkürztschwänzige, diese in allen Abstufungen der Kurzschwänzigkeit bis zum völligen Fehlen eines äußerlich sichtbaren Schwanzes. Im ganzen waren unter 98 Jungen 50 normalschwänzig und 48 in verschiedenen Graden kurzschwänzig. Auch bei Kreuzung mit stammfremden normalschwänzigen Weibchen ergab sich ein ganz ähnliches Resultat. Diese Befunde legten alsbald die Vermutung nahe, daß die Kurzschwänzigkeit, ähnlich wie bei den Manx-Katzen die Schwanzlosigkeit, über die normale Langschwänzigkeit dominiert, und daß der kurzschwänzige Zuchtvater No. 3 persönlich ein dominantmerkmaliger Heterozygote war. Es würde sich also bei ihm um den bis jetzt seltenen Fall einer Gewinnmutation handeln.

In der Tatsache der großen, sich zwischen den beiden Extremen bewegenden Variabilität der verkürztschwänzigen Nachkommenschaft präsentierte sich ein hochaktuelles Problem, dessen züchterische Lösung zu versuchen sehr verlockend erscheinen mußte.

Für den weiteren Verlauf der Zuchtversuche waren zunächst drei Hauptaufgaben gegeben. Es waren 1. die normalschwänzigen Nachkommen aus der Kreuzung von Kurz- und Normalschwanz untereinander zu paaren, es waren 2. solche normalschwänzige Hybriden mit kurzschwänzigen zu kreuzen und 3. die kurzschwänzigen Hybriden untereinander paarweise weiter zu züchten.

NÄGELI hat nicht nur diese drei Kombinationen durch zahlreiche Zuchtversuche studiert, sondern er hat die Kombinationen, wie wir gleich sehen werden,

noch weiter spezialisiert. Wir können zunächst von den normalen Langschwänzen die Mäuse mit abnormen (verkürzten oder fehlenden) Schwänzen als Anomaluren unterscheiden. Die letzteren teilen wir selbst wieder ein 1. in Schwanzlose oder Anuren, 2. in Mäuse mit sehr kurzem Schwanz, 3. in solche mit intermediär kurzem oder schlechtweg kurzem Schwanz und 4. in solche mit relativ kurzem Schwanz.

I. Schwanzlose Mäuse (Anuren, I. Kategorie) sind sehr selten. Sie sind bis jetzt erst in 16 Exemplaren aufgetreten. Bei ihnen zeigt sich keine Spur eines äußeren Schwanzes. Sie werden schwanzlos geboren. Es ist jedoch auch vorgekommen, daß eine Maus mit einem kurzen, wirbellosen Schwanzfaden geboren wurde, die dann bald durch Schwund des Schwanzfadens anur wurde.

II. Mäuse mit sehr kurzem Schwanz (II. Kategorie) nennt NÄGELI solche, deren meist dünner, schwanzfadenartiger Schwanz 1 bis ca. 18 mm lang ist. In der Regel sind in ihm keine Schwanzwirbel enthalten.

III. Mäuse mit kurzem Schwanz (III. Kategorie) sind solche, bei denen der Schwanz ca. 19—64 mm lang ist.

IV. Mäuse mit relativ kurzem Schwanz sind solche, bei denen der Schwanz ca. 65—78 mm lang ist.

Wir wissen schon, daß die normalen Schwänze 78—95 mm lang sind.

Was die empirische Klassifikation der Anomaluren anbetrifft, so bot dieselbe große Schwierigkeiten. Die Schwanzlänge wurde bald nach der Geburt so genau wie möglich gemessen und später, falls die Tiere am Leben erhalten wurden, kontrolliert. Es stellte sich dabei heraus, daß das Wachstum des Schwanzes erst im späteren Alter zum Stillstand kommt. Jedenfalls dauert es noch über mehrere der ersten Trächtigkeitsperioden der Weibchen hinaus fort. In den Angaben ist immer die erwachsene Schwanzlänge angegeben. Die Länge der Schwänze der Jungen wurde in die mutmaßliche Schwanzlänge des erwachsenen Zustandes umgerechnet. Es ist also klar, daß die Klassifikation nur ganz approximativ genau sein kann. Da das ganze Material an gestorbenen und getöteten Versuchstieren sorgfältig etikettiert und registriert konserviert ist, so kann und soll später eine genauere biometrische Untersuchung durchgeführt werden. Immerhin wird eine Lücke offen bleiben, welche davon herrührt, daß eine Anzahl Junge von den Eltern aufgefressen wurde oder (wahrscheinlich aus demselben Grunde) spurlos verschwand.

Nach NÄGELI kommen Endfäden, welche verschieden lang und verschieden gestaltet sein können, aber immer der Wirbel entbehren, nur bei Anomaluren, nie bei normalen Langschwänzen vor. Sie verschwinden früher oder später vollständig. Bei der Messung der Schwanzlänge wurden sie nicht eingerechnet. Unter den Anomaluren wurden auch Knickschwänze, nach Art der von PLATE untersuchten, nicht selten beobachtet, aber nicht genauer auf ihre Erblichkeitsverhältnisse geprüft.

NÄGELI konstatierte bald, daß unter den Anuren und den Mäusen mit sehr kurzem Schwanz ein ansehnlicher Prozentsatz schon kurz nach der Geburt schwäch-

licher, weniger lebenskräftig sind. Sie sterben entweder rasch ab oder bleiben auffallend in der Größe zurück, um früher oder später auch zugrunde zu gehen. Der Rest solcher Anuren oder extremen Kurzschwänze entwickelt sich zu normaler Größe. Unter den Normalschwänzen und durchschnittlich auch unter den gewöhnlichen Kurzschwänzen ist das Zurückbleiben und Absterben hingegen durchaus eine Ausnahme.

Wir wollen diese Erscheinung des Zurückbleibens extremer Anomaluren durch instruktive Abbildungen illustrieren, die nach Photographien von Dr. N. LEBEDINSKY hergestellt sind. Fig. 123

bezieht sich auf den fünften Wurf eines Mäusepaares, bei dem der normalschwänzige Vater einen 84 mm langen Schwanz, die kurzschwänzige Mutter

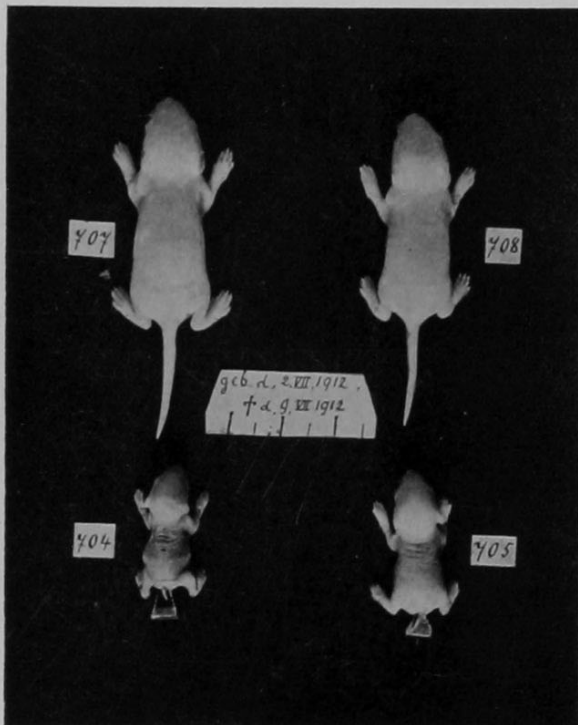


Fig. 123.

Vier 7 Tage alte Wurfgeschwister, oben die zwei normalschwänzigen, unten die zwei extrem kurzschwänzigen.



Fig. 124.

Zwei 20 Tage alte Wurfgeschwister, links das normalschwänzige, rechts das sehr stark kurzschwänzige.

einen solchen von 35 mm Länge besaß. Der Wurf bestand aus zwei normalschwänzigen (No. 707 und 708) und drei sehr kurzschwänzigen Jungen (No. 704, 705 und 706). Geburtsdatum des Wurfes ist der 2. Juli 1912. No. 706 war am 6. Juli verschwunden. Das Junge war offenbar von den Eltern aufgefressen worden. Anfänglich war der Größenunterschied zwischen den kurzschwänzigen und den normalschwänzigen Jungen nicht bedeutend. Er wurde aber von Tag zu Tag deutlicher. Da das eine der im Wachstum immer mehr zurückbleibenden kurzschwänzigen Jungen matt zu werden begann und die Gefahr bestand, daß es von den Eltern aufgefressen würde, entschlossen wir uns am 9. Juli, alle vier Jungen zu töten, um ihre Formen und Größen durch Photographie festzuhalten. Die Skala auf der Photographie entspricht ganzen und halben Zentimetern.

Fig. 124 zeigt zwei Junge aus einem Wurf, bei dem kein Geschwister von den anderen bei der Geburt (4. August 1912) auffällig verschieden war. Ein Junges, No. 774, ein extremer Kurzschwanz, blieb im Wachstum außerordentlich zurück. Die Abbildung zeigt dieses Exemplar und daneben ein normalschwänziges Geschwister 20 Tage nach der Geburt.

NÄGELI hat neuerdings seine Versuchsergebnisse zu meinen Händen in mehreren ausführlichen Übersichten zusammengestellt. Ich habe dieselben kontrolliert und nach ihnen die nachstehende tabellarische Zusammenfassung angefertigt.

NÄGELI'S Tabelle der Kreuzungen relativ kurz \times relativ kurz.

Bezeichnung der Versuchsreihe	Nummer der Eltern	Schwanzlänge mm	Dauer der Ehe	Zahl der Würfe	Gesamtzahl der Jungen	Anur	Schwanz sehr kurz	Schwanz kurz	Schwanz normal	Schwanz unsicher ob relativ kurz oder normal
A	♂ 603	78	20. VIII. 1912	7	44	—	—	—	44	—
	♀ 604	(später 80) 77	bis 18. VI. 1913							
B	♂ 753	75	10. X. 1912	2	15	—	—	—	15	—
	♀ 776	77	bis 2. I. 1913							
C	♂ 983	77	28. XII. 1912	1	5	—	—	—	5	—
	♀ 984	77	bis 14. VI. 1913							
D	♂ 106	68	17. I. 1912	16	57	—	—	26	28	—
	♀ 107	68	bis 16. II. 1913							
E	♂ 611	68	24. VII. 1912	—	—	—	—	—	—	—
	♀ 659	68	bis 22. I. 1913							

Zu dieser Tabelle ist zunächst folgendes zu bemerken: Die Eltern sind nach den oben angegebenen Kriterien als schwanzlose, sehr kurzschwänzige, kurzschwänzige, relativ kurzschwänzige und normal langschwänzige klassifiziert. Bei der Aufzählung der Nachkommen fehlt die bei den ganz jungen Tieren unmöglich scharf zu unterscheidende Kategorie der relativen Kurzschwänze. Dagegen enthält die letzte Kolonne eine Anzahl Exemplare, von denen es nicht sicher ist, ob sie langschwänzige Anomaluren oder normale Langschwänze sind. Diese Kategorie ist bei der biometrischen Verarbeitung ganz vernachlässigt worden. Da unzweifelhafte normale Langschwänze untereinander gepaart ausnahmslos immer nur Langschwänze zeugen, Anomaluren aber mit normalen Langschwänzen oder mit Anomaluren gepaart immer einen großen Prozentsatz von Kurzschwänzen ergeben, so ist es leicht, durch Züchtungsanalyse zu entscheiden, ob ein Tier, dessen Zugehörigkeit zu den Normalschwänzen oder zu den relativen Kurzschwänzen zweifelhaft ist, tatsächlich genotypisch der einen oder anderen Kategorie angehört. Transgressionen kommen sicher vor. Wieviel das Experiment leistet, mag eine Übersicht einiger Zuchtversuche zeigen, die ich unverändert, so wie ich sie von NÄGELI erhalten habe, zum Abdruck bringe. Es handelt sich um Zuchten von Mäuseeltern, von denen NÄGELI geneigt war, anzunehmen, daß sie zu der Kategorie der relativ kurzschwänzigen gehören. Das Mäusepaar A aber (♂ No. 603 und ♀ 604) beispielsweise erhielt im ersten Wurf lauter normalschwänzige Junge. Dieser Umstand und die Tatsache, daß beide Eltern doch ansehnlich lange Schwänze besaßen, führten uns zu der Vermutung, daß die Eltern doch normale Langschwänze seien, und wir beschlossen, die Zucht fortzusetzen. In sieben Würfen warf dieses Elternpaar 44 Junge, lauter Normalschwänze. Dies ist doch wohl ein sicherer Beweis für unsere Vermutung.

Diese Zuchtanalyse beweist ganz sicher, daß beide Eltern der Versuchsreihen A und B genotypisch normal langschwänzig sind. Es ist auch wahrscheinlich, daß beide Eltern des Versuchs C in diese Kategorie gehören. Dagegen gehört mindestens der eine Elter, wahrscheinlich

Tabellarische Zusammenfassung der NÄGELISCHEN ZUCHTRESULTATE.

[illegible]

beide, der Versuchsreihe *D* sicher zu den langschwänzigen Anomaluren. Die Messung der Schwanzlänge der Eltern *A*, *B* und *C* im vorgerückten Alter ergab auch ein Hineinrücken in die Kategorie der Normalschwänze, bei *D* ein Zurückbleiben in der Gruppe der relativen Kurzschwänze.

Die große Haupttabelle (S. 594) enthält 13 Versuchsreihen, die verschiedenen Kombinationen von verschiedenen Schwanzkategorien entsprechen. Einigermassen sichere Resultate können natürlich nur solche Versuchsreihen ergeben, bei denen die Nachkommenpopulation eine ansehnlich große ist. Ich habe zur biometrischen Verwertung nur diejenigen benutzt, bei denen die maßgebende Nachkommenpopulation n_1 über 100 Varianten beträgt. Es sind die Serien I, II, V, VI und X. Die wichtigsten Daten dieser Serien sind durch Fettdruck hervorgehoben.

Sämtliche in der Tabelle verzeichneten Nachkommen sind in dem Sinne Hybride, als sie den kurzschwänzigen Stammvater No. 3 entweder väterlicherseits oder mütterlicherseits oder, was die Regel ist, von beiden Elternseiten zum Verfahren haben. Bei den Stammzuchten wurde dieser Mutante mit Normalschwänzen gepaart.

Eine Prüfung der Tabelle scheint folgendes zu ergeben:

A. Fruchtbarkeit der Ehen zwischen Vertretern verschiedener Schwanzkategorien.

Die Tabelle zeigt, daß alle Ehen von normalschwänzigen Hybriden fruchtbar waren (100 %). Damit soll nicht gesagt sein, daß dies unter allen Umständen der Fall ist. Die prozentualische Zahl der fruchtbaren Ehen nimmt mit der Verkürzung des Schwanzes ab. Bei normal \times relativ kurz gab es 80 % fruchtbarer Ehen, bei normal \times kurz 93 %, bei kurz \times kurz 63 %, bei kurz \times sehr kurz 39 %. Die sehr kurzschwänzigen Mäuse sind schon fast unfruchtbar, und von den Ehen von Anuren hat bis jetzt nur eine, die Ehe eines schwanzlosen Männchens mit einem normalschwänzigen Weibchen, Nachkommenschaft geliefert und zwar in 2½ Monaten nur einen Wurf mit einem sichern Jungen (tatsächlich mögen mehr Junge geworfen worden sein). Die Erfahrung ist noch eine relativ beschränkte, aber nichtsdestoweniger sichere. Die extremen Kurzschwänze und die Anuren treten eben selten auf, und es konnten infolgedessen nur relativ wenige Zuchten eingerichtet werden. In allen Fällen lebten die Ehepaare im fortpflanzungsfähigen Alter reichlich lange genug zusammen, um sich vermehren zu können. So lebten beispielsweise die acht Paare der siebenten Versuchsreihe (sehr kurz \times sehr kurz) im ganzen 1086 Tage zusammen und hätten während dieser Zeit, wenn sie normal fruchtbar gewesen wären, ein paar Dutzend Würfe mit einigen hundert Jungen produzieren können. Statt dessen war nur ein Weibchen fruchtbar und brachte es in 155-tägiger Ehe mit sehr kurzschwänzigen Männchen zu einem einzigen Wurf von zwei Jungen.

Über die Ursachen der Unfruchtbarkeit der extremen Kurzschwänze kann ich noch nichts sagen. Es werden baldigst anatomisch-zytologische Untersuchungen angestellt werden.

B. Die durchschnittliche Zahl der Individuen eines Wurfes scheint ebenfalls mit der Schwanzlänge abzunehmen, wie ein Vergleich der Ehen von Kurzschwänzen mit solchen Ehen ergibt, bei denen wenigstens ein

Elter normalschwänzig war. Hochinteressant ist ein Resultat der dritten Versuchsreihe, wo das Weibchen eines Ehepaares von relativ kurzschwänzigen Mäusen in 395 Tagen 16mal gebar, also durchschnittlich ca. einmal alle 25 Tage. Aber die Würfe waren durchgehends sehr klein. Sie bestanden im Mittel aus $3\frac{1}{2}$ Jungen, während die normale Durchschnittszahl etwa $6\frac{1}{2}$ ist. Vielleicht steckt hier ein interessantes physiologisches Problem, vielleicht auch ein vererbungswissenschaftliches, verborgen.

C. Die Schwanzlänge der Nachkommenschaft der verschiedenen Kombinationen.

I. Als erstes, ganz sicheres Hauptresultat der Versuche ist hervorzuheben, daß normalschwänzige Hybriden ganz wie gewöhnliche normalschwänzige Freiland- oder Zuchtmäuse, stets, ausnahmslos, ausschließlich normalschwänzige Junge zeugen. Der Normalschwanzcharakter verhält sich also wie ein rezessiver im MENDELSchen Sinne.

II. Ein zweites ganz sicheres Hauptresultat ist das, daß Anomaluren, also hybride Mäuse, bei denen der Schwanz in irgendeinem Grade verkürzt ist oder eventuell äußerlich ganz fehlt, miteinander oder mit Normalschwänzen (auch nichthybriden) gepaart, stets neben normalschwänzigen Jungen auch eine beträchtliche Anzahl von Anomaluren ergeben. Die Anomaluren verhalten sich also, wenn wir zunächst vom Zahlenverhältnis der Phänotypen der Nachkommenschaft absehen, wie dominantmerkmalige Heterozygoten im MENDELSchen Sinne.

III. Was nun das Zahlenverhältnis der Phänotypen der Tochtergenerationen anbetrifft, so scheint sich aus der Tabelle mit Sicherheit zu ergeben, daß der Prozentsatz der Normalschwänze aus der Kreuzung von Anomaluren mit Normalschwänzen einganz merklich größerer ist, als wenn man Anomaluren untereinander kreuzt. Lassen wir diejenigen Serien beiseite, bei denen die Nachkommenschaft aus weniger als 100 Varianten besteht, so konstatieren wir, daß bei der Kreuzung von normal \times relativ kurz 53,23 % normale und bei der Kreuzung von normal \times kurz 51,48 % normalschwänzige (rezessivmerkmalige) Junge entstanden. Dies entspricht ungefähr dem Zahlenverhältnis der Nachkommenschaft bei einer einfachen monohybriden Rückkreuzung:

$$Aa \text{ (anomalur)} \times aa \text{ (normal)} = \begin{array}{l} 50 \% aa \text{ (normal)} \\ 50 \% Aa \text{ (anomalur)}. \end{array}$$

Der Überschuß der Normalen könnte immer noch zufällig sein oder davon herrühren, daß sich unter den normalschwänzigen Nachkommen verkappte Anomaluren befanden.

Die Kreuzung von kurz \times kurz hingegen ergab 43,8 % und die Kreuzung von kurz \times sehr kurz 39,13 % normalschwänzige Nachkommen. Würde es sich um eine einfache, durch nichts komplizierte Kreuzung von Aa -Heterozygoten untereinander handeln, so müßte die rein rezessive langgeschwänzte Form aa in 25 % aller Nachkommen auftreten.

Bevor aber diese wichtige Frage weiter diskutiert werden kann, ist es absolut unerlässlich, die Zuverlässigkeit der statistischen Ergebnisse mit unseren biometrischen Mitteln zu prüfen. Ich habe deshalb zunächst den mittleren Fehler des Mittelwertes M für die Nachkommenpopulationen der Versuchsreihen II, V, VI und X unter Anwendung der Formel für die alternative Vererbung:

$$m_M = \pm \sqrt{\frac{p_0 \% \times p_1 \%}{n_1}} \quad (\text{S. 354}) \text{ berechnet und folgende Ergebnisse erhalten:}$$

Nummer der Versuchsreihe	Kreuzung	Maßgebende Zahl der Nachkommen n_1	Anomalure Nachkommen % (= p_0 %)	Normal-schwänzige Nachkommen % (= p_1 %)	Mittlerer Fehler des Mittelwertes m_M %	Dreifacher mittlerer Fehler $3 m_M$ %
II	Normal \times relativ kurz	186	46,77	53,23	$\pm 3,658$	$\pm 10,974$
X	Normal \times kurz	305	48,52	51,48	$\pm 2,86$	$\pm 8,58$
V	Kurz \times kurz	137	56,20	43,80	$\pm 4,24$	$\pm 12,72$
VI	Kurz \times sehr kurz	138	60,87	39,13	$\pm 4,15$	$\pm 12,45$

Es ergibt sich aus dieser Berechnung, daß das Resultat der beiden ersten Versuchsreihen zwar wahrscheinlich zuverlässig, aber keineswegs vollkommen zuverlässig ist, da der dreifache mittlere Fehler bedeutend größer ist, als die Differenz der Mittelwerte der beiden Variantenklassen einer Nachkommenpopulation. Bei den Versuchsreihen V und VI hingegen kann die Differenz als sicher erwiesen gelten. Bei der Versuchsreihe V ist die Differenz der Mittelwerte der beiden Variantenklassen (12,40 %) 2,83mal so groß, wie der mittlere Fehler und bei der Versuchsserie VI sogar 5,24mal so groß.

Man kann auch einerseits die beiden näher verwandten Versuchsserien II und X, andererseits die beiden näher verwandten Versuchsserien V und VI zusammenlegen, um die Resultate der beiden Doppelserien auf ihre Zuverlässigkeit zu prüfen. Man erhält dann die folgende Zusammenstellung:

Nummer der Versuchsreihe	Kreuzung	Maßgebende Zahl der Nachkommen n_1	Anomalure Nachkommen % (= p_0 %)	Normal-schwänzige Nachkommen % (= p_1 %)	Mittlerer Fehler des Mittelwertes m_M %	Dreifacher mittlerer Fehler $3 m_M$ %
II + X	Normal \times relativ kurz und kurz	491	47,86	52,14	$\pm 2,254$	$\pm 6,762$
V + VI	Kurz \times kurz und sehr kurz	275	58,55	41,45	$\pm 2,97$	$\pm 8,91$

Im erstenen Falle (II und X) ist die Differenz (4,28 %) zwischen den beiden Variantenklassen 1,9mal größer als der mittlere Fehler des Mittelwertes. Man kann sie also als recht zuverlässig betrachten. Im zweiten Falle ist sie (17,10 %) sogar 5,76mal größer, kann also als ganz sicher existierend betrachtet werden.

In Fortsetzung der Zuverlässigkeitsermittlungen wollen wir die mittleren Fehler der Differenzen (m_{Diff}) zwischen den Mittelwerten der Versuchsreihen II, X, V und VI ermitteln, nach der Formel: $m_{\text{Diff}} = \pm \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$ (S. 311). Die Resultate der Berechnung sind die folgenden:

$$\begin{aligned}
 m_{\text{Diff}} \text{ II—X} &= m_{1,75} = \pm 4,643 \\
 m_{\text{Diff}} \text{ II—V} &= m_{9,43} = \pm 5,600 \\
 m_{\text{Diff}} \text{ II—VI} &= m_{14,10} = \pm 5,532 \\
 m_{\text{Diff}} \text{ X—V} &= m_{7,68} = \pm 5,115 \\
 m_{\text{Diff}} \text{ X—VI} &= m_{12,35} = \pm 5,040 \\
 m_{\text{Diff}} \text{ V—VI} &= m_{4,67} = \pm 5,933 \\
 m_{\text{Diff}} \text{ (II + X)—(V + VI)} &= m_{10,69} = \pm 3,728.
 \end{aligned}$$

Drücken wir diese Berechnungsergebnisse in Worten aus:

1. Wir dürfen dem konstatierten Unterschied zwischen den Resultaten der Versuchsreihen II und X keine Bedeutung beimessen, da der mittlere Fehler der Differenz größer ist als die Differenz selbst.

2. Dasselbe gilt für die festgestellte Differenz zwischen den Resultaten der Versuchsreihen V und VI.

3. Dagegen dürfen die Differenzen zwischen den Untersuchungsergebnissen von II und V und von X und V als sehr wahrscheinlich den wirklichen Verhältnissen entsprechend betrachtet werden, da sie beträchtlich größer sind als ihre mittleren Fehler.

4. Als ganz sicher durch die Versuche festgestellt können die Verschiedenheiten der Mittelwerte zwischen II und VI, X und VI und zwischen II und X einerseits und V und VI andererseits gelten, da sie zwischen 2- und 3mal größer sind als ihre mittleren Fehler.

Mit anderen Worten: Es kann als sicher festgestellt gelten, daß die Kreuzung zwischen Anomaluren einen bedeutend größeren Prozentsatz von Anomaluren in der Nachkommenschaft (durchschnittlich etwa 58,5 %) ergibt, als die Kreuzung von Anomaluren mit Normalschwänzen (nach den bisherigen Ermittlungen etwa 48 %).

Es scheint auch, daß im allgemeinen die Schwänze um so kürzer werden, je kürzer die Schwänze der Eltern sind. Doch ist dieses Resultat gänzlich unsicher.

Eine befriedigende, ungezwungene Erklärung der im vorstehenden der Hauptsache nach mitgeteilten Resultate der NÄGELISCHEN Zuchtversuche mit anomaluren Mäusen habe ich bis jetzt vergeblich zu finden gesucht. Da in der Nachkommenschaft kurzschwänziger Mäuse stets konstante (homozygotische) Normalschwänze in großer Zahl abspalten und gelegentlich, wenn auch selten, schwanzlose Varianten auftreten, so zeigen die Kurzschwänze den Charakter von Heterozygoten und erinnern so, abgesehen von ihrer außerordentlich großen Variabilität, bis zu einem gewissen Grade an die blauen Andalusierhühner (S. 46) oder an die CUÉNOTSCHEN Xx -gelben Mäuse, die stets nur heterozygotisch vorkommen (S. 544ff.) oder an die BAURSCHEN gelblich-blättrigen, nur heterozygotisch lebensfähigen Aurea-Sippen von *Antirrhinum*¹⁾. Man kann auch an die „beständig umschlagenden“ („ever sporting“) Pflanzenvarietäten von DE VRIES²⁾ denken. Das besonders Charakteristische unseres Falles der kurzschwänzigen Mäuse scheint mir nun das

¹⁾ Die sogenannten Aurea-Sippen (mit gelben oder gelbweißen Blättern) von *Antirrhinum majus* und *Pelargonium zonale* sind mendelnde Heterozygoten von Gelb und Grün, bei denen die gelblichweiße Farbe, bedingt durch das Fehlen von Chlorophyll, über Grün dominiert. Sie liefern $\frac{1}{4}$ reinrassig-grüne, $\frac{1}{4}$ reinrassig-gelbe und $\frac{2}{4}$ heterozygotisch-gelbe Nachkommen. Die gelben Homozygoten gehen, wenn sie überhaupt keimen, samt und sonders als ganz junge Keimpflänzchen an Chlorophyllmangel zugrunde, so daß der lebenskräftige Bestand der Nachkommenschaft aus $\frac{2}{3}$ gelben Bastarden und $\frac{1}{3}$ reinrassigen grünen Pflanzen besteht.

²⁾ Unter beständig umschlagenden Varietäten versteht DE VRIES solche Sippen, die sich regelmäßig geschlechtlich fortpflanzen lassen und von reiner, nicht hybrider Abkunft sind, aber nahezu in jeder Generation durch Sportbildung „umschlagen“. So erzeugen z. B. die gestreiften Varietäten des Rittersporns neben gestreiften Blüten auch einfarbige. Der bekannteste Fall ist der des fünfblättrigen Klees (*Trifolium pratense quinquefolium*), der besonders von DE VRIES und TINE TAMMES sehr eingehend studiert worden ist. Es kommen keine Pflanzen vor, bei denen alle Blätter fünfzählig wären und aus deren Samen ausschließlich Kleepflanzen mit nur fünfzähligen Blättern hervorgehen würden. Dagegen gelang es DE VRIES durch ein besonderes Selektionsverfahren, eine konstante Rasse zu züchten, deren Pflanzen reich an vier-, fünf- und sechsähligen Blättern sind und bei denen die fünfzähligen Blätter gewöhnlich die Majorität bilden.

zu sein, daß bei den Kurzschwänzen eine biometrisch noch genauer zu untersuchende, große Variabilität herrscht, so daß alle erdenklichen Abstufungen zwischen normalen Langschwänzen und völlig schwanzlosen Mäusen vorkommen. Dieser Umstand, ferner die Tatsache, daß die extremen Plusvarianten, die normalen Langschwänze, Homozygoten sind und ferner Andeutungen dafür, daß innerhalb der Kurzschwänze Selektion vielleicht einen gewissen Erfolg hat, ließen mich daran denken, daß möglicherweise Polymerie im Spiele ist, und daß die Anuren die komplett homozygotische Klasse der extremen Minusvarianten darstellen. Die Tatsache, daß die Langschwänze bei Inzucht von Kurzschwänzen immer in großem Überschuß auftreten, während nach der Seite der Anuren ein sich stark steigerndes Defizit zu konstatieren ist, ließ mich, nach Analogie von *Antirrhinum* und der gelben Mäuse, daran denken, daß die Genomeren der Kurzschwänzigkeit zur Sterblichkeit disponieren, daß die Sterblichkeit der polymeren, intermediären Zygoten in dem Maße zunimmt, als die Zahl der positiven Genomeren für die Kurzschwänzigkeit, die sie führen, zunimmt, derart, daß die in allen Paaren von Kurzschwänzigeits-Genomeren homozygotischen Anuren fast ausnahmslos zugrunde gehen.

Leider setzte die Unfruchtbarkeit der extremen Kurzschwänze und besonders der Anuren der experimentell züchterischen Untersuchung ihrer genotypischen Grundlage ein unüberwindliches Hindernis entgegen.

Inzwischen ermittelte Tatsachen sprechen jedoch gegen die oben erwähnte Ansicht. In dem einzigen Falle, in welchem eine Ehe einer anuren Maus fruchtbar war, in dem Falle des einzigen beobachteten Jungen des einzigen Wurfes eines anuren Weibchens aus der Copula mit einem normalschwänzigen Wildling (XII. Versuchsserie) war das Junge normalschwänzig. Das durfte nach der Theorie unter keinen Umständen so sein. Die Tatsache spricht dafür, daß auch die Anuren heterozygotisch sind. Ich habe keinen Grund, an der Richtigkeit der NÄGELISCHEN Beobachtung zu zweifeln. Die schwanzlose Mutter und der normalschwänzige Vater waren am 29. August 1912 monogamisch vereinigt worden. Der Wurf erfolgte am 30. November. — Weitere Untersuchungen sind stets noch im Gange.

Um zu erfahren, ob vielleicht Anuren oder extrem kurzschwänzige Embryonen oder Feten intrauterin zugrunde gehen, veranlaßte ich meine Prosektorin Fräulein Dr. **Marie Daiber** mutmaßlich trächtige Mäuseweibchen der NÄGELISCHEN Zucht von Anomaluren auf ihre Leibesfrucht zu untersuchen. Es zeigte sich aber auf den betreffenden, schon vorgerückten Stadien keine Spur einer intrauterinen Degeneration. MARIE DAIBER hat mir freundlichst folgenden Bericht über ihre Untersuchung zur Verfügung gestellt.

Die Untersuchung einer Reihe verschieden weit entwickelter Embryonalstadien aus den NÄGELISCHEN Zuchten kurzschwänziger Mäuse (es handelt sich um 25 trächtige Weibchen mit zusammen 134 Embryonen) zeigte bezüglich der Ausbildung des Schwanzes die verschiedenen für Kurzschwanz-Zuchten charakteristischen Typen: neben normalen Schwänzen (Fig. 125 a) „Kurzschwänze“ in allen möglichen Abstufungen (Fig. 126 u. 127).

Sämtliche Embryonen der Fig. 125, 126 u. 127 sind unter gleichen Bedingungen und bei gleicher ($2\frac{1}{2}$ -maliger) Vergrößerung mittels Embryograph gezeichnet. (Nabelstrang und Hinterextremitäten wurden entfernt.)

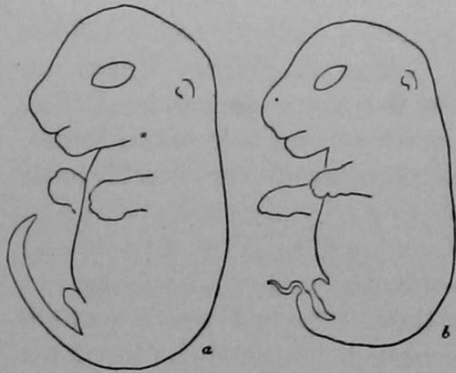


Fig. 125.

a Normalschwänziger Embryo, von eben-
solchen Eltern stammend; *b* Kurzschwanz
mit langem Schwanzfaden. Nach MARIE
DAIBER.

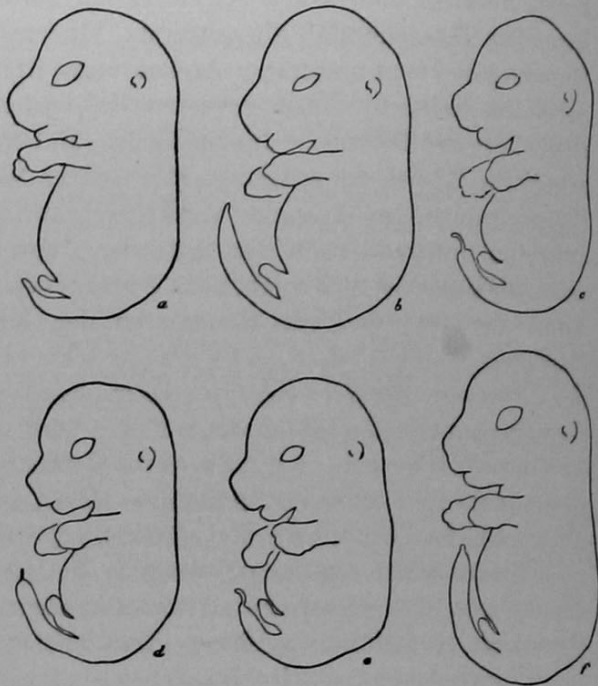


Fig. 126 *a—f*.

Embryonen eines Wurfes, verschiedene Grade von Kurz-
schwänzigkeit und verschiedene Ausbildung des Schwanz-
fadens zeigend. Nach MARIE DAIBER.

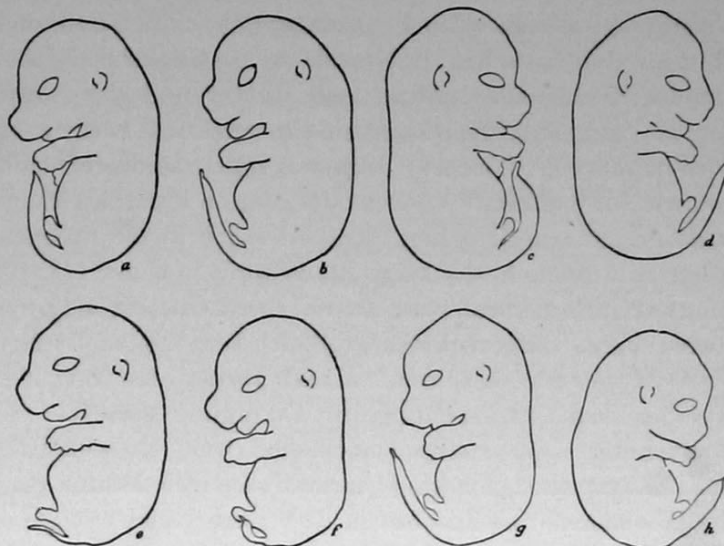


Fig. 127 *a—h*.

Embryonen eines Wurfes. Darunter zwei normalschwänzige (*a* und *d*).
Nach MARIE DAIBER.

Von irgendwelchen intrauterin stattfindenden Degenerationerscheinungen ist nichts wahrzunehmen. Auch ein etwaiges Zurückbleiben der extrem kurzschwänzigen Individuen im allgemeinen Wachstum tritt in den bei dem vorliegenden Material in Betracht kommenden Stadien nicht in die Erscheinung. Die bei den in ein und demselben trächtigen Uterus anzutreffenden einzelnen Embryonen (Fig. 126 u. 127) stets vorhandenen unwesentlichen Größenunterschiede sind bezüglich ihrer Verteilung auf die einzelnen Individuen unabhängig von der speziellen Ausbildung des Schwanzes derselben. Auch weiter vorgeschrittene Trächtigkeit oder Vorliegen besonders individuenreicher „Würfe“ (maximal 16 Embryonen) ändert daran nichts. Eine nach der Geburt einsetzende Akzentuierung oder auch Verschiebung der intrauterin vorhandenen Größenunterschiede ist damit selbstverständlich nicht ausgeschlossen.

Der embryonale Kurzschwanz, einerlei welcher Längenkategorie, ist nahezu ausnahmslos dadurch charakterisiert, daß er an seinem distalen Ende ein in den meisten Fällen scharf abgesetztes, fadenförmiges Anhängsel trägt, das selbst wieder eine verschiedene, in einzelnen Fällen beträchtliche Länge aufweisen kann (Fig. 125 b). Der äußerlich sichtbare Schwanz kann auch überhaupt auf diesen „Schwanzfaden“ beschränkt sein (Fig. 127 e). Da derselbe keine Wirbelanlagen besitzt, sondern ein reines Hautgebilde darstellt, können die betreffenden Individuen als anur bezeichnet werden. Embryonen, denen etwa auch dieser Schwanzfaden gefehlt hätte, waren nicht vorhanden.

Ob die Bezeichnung aller mit einem Schwanzfaden ausgestatteten Schwänze als „Kurzschwänze“ richtig ist, d. h. der genotypischen Grundlage entspricht, kann das vorliegende Material nicht entscheiden. Bei Verteilung der 134 Embryonen auf die verschiedenen Schwanzkategorien wurde die beim Erwachsenen geltende Erfahrung zugrunde gelegt, nach welcher die Nachkommen normalschwänziger Eltern oder die nach Kreuzungen in „gemischten Populationen“ auftretenden Langschwänze bei der Geburt niemals einen Schwanzfaden aufweisen. Ob aber intrauterin bei den Nachkommen normalschwänziger Mäuse vorübergehend Schwanzfäden auftreten können, ist nicht untersucht. Wird nun aber — in Ermangelung eines exakteren Einteilungsgrundes — jeder einen Schwanzfaden besitzende embryonale Schwanz als „kurz“ (bzw. „relativ kurz“ usw.) registriert, so ergeben sich zwei auffallende Tatsachen: 1. Kann in gewissen Fällen die relative Schwanzlänge (= Schwanzlänge exklusive Schwanzfaden auf Körperlänge = 100 bezogen) der Kurzschwänze größer sein als die relative Schwanzlänge der Langschwänze; 2. ergibt sich in fünf Fällen unter 25 (bei 5 bzw. 6, 3, 6 und 6 Embryonen), daß sämtliche einem trächtigen Uterus entnommene Embryonen als Kurzschwänze bezeichnet werden müssen, was im Widerspruch steht zu den Resultaten, die erhalten werden, wenn die Untersuchung nach der Geburt stattfindet. In diesem Fall stellen sämtliche Würfe gemischte Populationen dar. Da von den in Frage kommenden Weibchen mit uniformer Nachkommenschaft keine weiteren (früheren) Würfe vorliegen, läßt sich zunächst nicht entscheiden, ob jene Uniformität etwa auf Zufall beruht.

Es erscheint nach dem vorliegenden Material völlig unberechtigt, das Auftreten brachyurer bzw. anurer Individuen mit der Annahme intrauterin erlittener Traumen in Zusammenhang zu bringen.

Über eine Reihe anderweitiger Versuche mit Mäusen: Inzuchtversuche, Vererbung künstlich erzeugter Taubheit, Vererbung von Traumen (Schwanzamputationen), Vererbung von Temperatureinwirkungen, wird in besonderen Kapiteln referiert.

Wir erwähnen hier noch die Arbeit von A. H. STURTEVANT (1912), welche, ohne neue Versuche zu bringen, sich in mir nur teilweise verständlicher Weise mit der Erklärung der von MORGAN (1911) beschriebenen Erscheinung beschäftigt, daß bei der Inzucht von Heterozygoten aus gewöhnlichen Xx -gelben Mäusen von der wahrscheinlichen Formel $CCX \times mymy$ und wildgrauen Mäusen nur gelbe und wildgraue Nachkommen entstehen und nicht auch schwarze und braune, wie zu erwarten wäre.

B. Die nordamerikanische Wildmaus. *Peromyscus*.

Albinismus.

Im Februar 1911 erhielt W. E. CASTLE (Cambridge, Mass. U. S. A.) ein vollkommen albinotisches, lebendes, männliches Exemplar der nordamerikanischen wilden Maus, Gattung *Peromyscus*. Diese Mäuseform wird in Nordamerika als „deer mouse“, Feldmaus, weißfüßige Maus, auch als Waldmaus bezeichnet. Nach OSGOOD (1909), welcher 27 000 Exemplare untersuchte, umfaßt die Gattung 157 verschiedene Spezies und Subspezies und ist wohl die häufigste und am weitesten verbreitete Säugersippe von Nordamerika. Trotzdem ist noch nie ein *Peromyscus*-Albino bekannt geworden. Das fragliche Tier war im Herbst 1909 von Mr. K. S. CLARK in den Wäldern nahe St. Johns, Clinton County, Michigan, gefangen worden und gehört wohl zu der Art *leucopus noveboracensis* FISCHER (nach der Beschreibung von OSGOOD). Im März 1911 erhielt CASTLE eine Sendung von zwölf normalen lebenden *Peromyscus leucopus noveboracensis* von CLARK, der sie nahe der Fundstelle des Albinos gefangen hatte. Es gelang ihm, das noch lebende albinotische Männchen mit zwei normalen Weibchen zu paaren und er erhielt während des Sommers und Herbstes 1911 sechs Würfe mit 28 Jungen, welche alle normal, wie die Mütter, waren. Eines der F_1 -Weibchen wurde noch im Oktober 1911 mit dem weißen Vater gepaart und gebar am 21. November drei Junge, ein albinotisches und zwei gewöhnliche. Sie wurden in der nächsten Nacht aufgefressen. Ein zweiter Wurf, drei Wochen später, bestand aus vier Jungen, von denen zwei albinotisch und zwei normal waren. Der Albinismus bei *Peromyscus* zeigt also allem Anschein nach das gleiche genotypische Verhalten wie bei allen anderen Tieren.

W. E. Castle. 1912.

Wir machen noch auf einen Abschnitt in Morgans Abhandlung (1911) aufmerksam, welcher vom Einfluß der Umwelt auf die Farbe von *Peromyscus leucopus ammodytes* handelt. Wer Zuchtversuche mit solchen Mäusen anstellen würde, müßte auf die Beobachtungen von MORGAN Rücksicht nehmen.

C. Die Ratten. *Mus decumanus* Pall., *Mus alexandrinus* Geoffr. und *Mus rattus* L.

I. Haarfarbe und Zeichnung. Das „ghost-pattern“ bei Albinos. Crampe. Bateson. Doncaster. Mudge. Morgan. Hagedoorn.

Schon in den siebziger und achtziger Jahren des vorigen Jahrhunderts, also lange vor der Wiederentdeckung der MENDELSchen Gesetze, hat **H. Crampe** ausgedehnte und sehr zuverlässige Vererbungsversuche mit Ratten angestellt. **Bateson (1903)** unterzog sie vom Standpunkte der neu gewonnenen MENDELSchen Einsicht einer Analyse und erkannte deutliche Indizien für die Gültigkeit der Gesetze der alternativen Vererbung, während **Doncaster (1905)** die CRAMPESchen Befunde durch zahlreiche eigene Zuchtversuche nachprüfte und zu einer Reihe wichtiger Ergebnisse gelangte. Gleichzeitig und unabhängig von **Doncaster** begann **G. P. Mudge (1908 a und b)** zu experimentieren. Er bestätigte die meisten Resultate von CRAMPE und DONCASTER und fügte neue interessante Befunde hinzu. Die Untersuchungen wurden im wesentlichen mit der Wanderratte, *Mus decumanus*, angestellt.

Man kommt für die Erklärung der Erblchkeitsverhältnisse der verschiedenen bekannten Rattenphänotypen mit der Annahme folgender fünf antagonistischen Paare von Genen aus, die uns teilweise schon von den Mäusen her bekannt sind:

C, das Chromogen	c, Fehlen desselben, bedingt Albinismus
My, Myochrogen, Gen für Mäusegrau,	my, Fehlen desselben
M, Melanogen, Gen für Schwarz,	m, Fehlen desselben
S, Gen für Einfarbigkeit (inkl. Irische Zeichnung),	s, Fehlen desselben
Po, Poikilogen, Gen für Scheckigkeit,	po, Fehlen desselben.

Es gelangt also das BATESON-PUNNETTSche System der Gegenüberstellung von je einem positiven Merkmal mit seiner Negation, das sich hier sehr bewährt, zur Geltung. In den Gameten können demnach zwar die verschiedenen Farbgene, entweder positiv oder negativ, nebeneinander vorkommen, niemals aber — unter der Annahme, daß sie rein sind — beide Gene (das positive und negative) eines und desselben Paares.

Die Hierarchie der positiven Merkmale ist folgende:

Alle sinnfälligen Farben und Zeichnungen sind mit Bezug auf den Albinismus dominant.

Ferner ist

$$My > M$$

$$S > Po \text{ (Dominanz vollständig)}$$

Also manche Übereinstimmung mit den Mäusen! S entspricht ungefähr Ho.

Es sind bis jetzt bloß folgende Phänotypen von *Mus decumanus* bekannt, von denen die meisten schon von CRAMPE unterschieden wurden.

- | Phänotypische Erscheinung. | Wahrscheinliche Differentialformeln. |
|--|--|
| 1. Einfarbig grau, ohne weiß, die wilde graue Form. | Beispiel: $C My M S Po$. |
| 2. Grau mit „Irischer“ <i>b</i> -Zeichnung, d. h. mit weißen Partien (patches) am Bauch, weißen Handwurzeln und weißen Mittelfüßen. | Wahrscheinlich $C c My my M S s Po$
und $C C My my M S s Po$. |
| 3. Grau- und weiß-scheckig (grey-white-piebald). | Beispiel: $C My M s Po$ |
| 4. Weiß, d. h. albinotisch; theoretisch sind z. B. folgende Formeln denkbar:
$c My M S Po$, $c My M s Po$, $c My M S po$, $c My M s po$, $c my M S Po$, $c my M s Po$,
$c my M S po$, $c my M s po$. | |
| Bis jetzt sind mit Sicherheit oder Wahrscheinlichkeit als wirklich existierend ermittelt: | |
| | $c my M s Po$, $c My my M s Po$, $c my M S s Po$, $c My my M S s Po$,
$c My M s Po$, $c My M S s Po$. |
| 5. Schwarz und weiß gescheckt (black-white-piebald). | $C my M s Po$. |
| 6. Schwarz mit Irisch- <i>a</i> -Zeichnung, d. h. mit wenig Weiß am Bauche und keinen weißen Binden an Handwurzel und Mittelfuß. Die Form ist wahrscheinlich mit Bezug auf <i>C</i> heterozygotisch. | Vielleicht $C c my M S (Po ?)$. |
| 7. Schwarz mit Irisch- <i>b</i> -Zeichnung, d. h. mit weißen Partien (patterns or patches) am Bauch, mit weißen Handwurzeln und Mittelfüßen. Die Form ist immer mit Bezug auf <i>C</i> und <i>S</i> heterozygotisch. | Wahrscheinlich $C c my M S s Po$
und $C my M S s Po$. |
| 8. Einfarbig schwarz, kommt auch wild vor. | $C my M S (Po ?)$. |

Die Bezeichnung „Irish Rat“ wird von den Züchtern nur für die Form mit schwarzer Farbe gebraucht; ich habe die Bezeichnung auf die entsprechende graue Form ausgedehnt. DONCASTER unterschied die beiden Formen Irisch-*a* und Irisch-*b* und MUDGE präziserte ihre phänotypischen Diagnosen. Bei Irisch-*a* besteht das Weiß auf der Bauchseite gewöhnlich bloß aus einem dreieckigen Fleck auf der Brust (oder dem Bauche). Bei der Irisch-*b*-Form (mit den weißen Fußbinden) ist das Weiß auf der Bauchseite zwar in seiner Ausdehnung variabel, aber in der Regel beginnt es auf der Brust zwischen den Vorderbeinen, erstreckt sich bis zum Nabel und bildet ein schmales Dreieck mit der Basis zwischen den Vorderbeinen. Meist ziehen sich die Basalwinkel an den Vorderbeinen bis zur weißen Binde an der Handwurzel aus. Der weiße Bauchstreifen ist oft eingekerbt oder in Flecken aufgelöst.

Ein jedenfalls sehr interessantes Ergebnis der Vererbungsuntersuchungen an

Ratten, das wir MUDGE (1908 b) verdanken, ist das, daß man mit dem Auge verschiedene Formen von Albinos unterscheiden kann. Wie bei den Mäusen und manchen anderen Tieren und Pflanzen haben die Zuchtversuche mit zwingender Notwendigkeit zu der Annahme geführt, daß auch bei den Ratten die Albinos verschiedene Färbungs- und Zeichnungsfaktoren verborgen enthalten können (siehe oben), die sich durch geeignete Kreuzung zur sichtbaren Entfaltung bringen lassen. Aber die Kreuzungsreaktionen blieben bis auf MUDGE das einzige Beweismittel.

MUDGE ist es nun gelungen, solche kryptomere Charaktere bei Albinos *ad oculos* zu demonstrieren, und zwar in folgender Weise.

Bei einem gewissen Zuchtversuch, in welchem eine graue Ratte mit Irländer-Zeichnung mit einem Albino gekreuzt wurde, erhielt MUDGE in der F_3 -Generation 15 Albinos, wovon sechs im zweiten Wurf. Nach der theoretischen Voraussicht müssen Albinos der betreffenden Herkunft folgende sechs Kombinationen aufweisen: $c my M s Po$, $c my M S s Po$, $c My M s Po$, $c My my M s Po$, $c My M S s Po$ und $c My my M S s Po$.

Es ergibt sich daraus, daß, wo $S s$ mit $My my M$ oder $my M$ vorkommt, „irische“ Zeichnung latent vorhanden sein muß, und wo das Gen Po mit s (nicht mit groß S , denn $S > P$) und mit My oder M vorkommt, Scheckigkeit im Albino kryptomer vorhanden sein muß.

Von den sechs Albinos des zweiten Wurfs (einer davon starb frühzeitig) ließen nun drei ganz deutlich die Scheckzeichnung, einer die Irisch-*b*-Zeichnung und einer die Einfarbigkeit erkennen, und zwar in folgender Weise:

Die Zeichnung äußert sich an einer gewissen „Textur“ und einer gewissen Dichtigkeit des Haarkleides, so daß die Albinos an den bei entsprechenden farbigen Tieren farbigen (schwarzen oder grauen) Stellen ein gewisses fleischfarbiges Aussehen besitzen, weil die rötliche Haut durchschimmert; wo aber die farbigen Tiere weiß sind, sind die Albinos rein undurchsichtig weiß, weil man hier nichts von der Haut sieht. Bei den Albinos mit latent einfarbigem Grau oder Schwarz ist die ganze Körperoberfläche rötlich. Die Erscheinung ist nur vorübergehend. MUDGE beobachtete sie zuerst bei einen Monat alten Tieren. Sie verschwindet dann nach einem oder anderthalb Monaten.

Die Erscheinung wurde an einem zweiten Fall bestätigt.

Um zu zeigen, daß die „Scheinzeichnung“ („Ghost-Pattern“) beim Albino die wirkliche Farbenzeichnung im quasi latentem Zustande repräsentiert, kreuzte MUDGE einen mit dem „Scheinbild“ der irischen Form behafteten Albino mit einem Schwarz-weiß-Scheck. Er erhielt sechs Junge, alle irisch-*b*-schwarz. Da die irische Zeichnung der Scheckigkeit übergeordnet ist, so kann sie nicht von schwarz-weiß-scheckigen Eltern herrühren, sondern bloß vom Albino. Damit ist der angestrebte Beweis geleistet.

Die Formen mit der „irischen“ Zeichnung sind noch nicht ganz aufgeklärt, doch ist es wahrscheinlich, daß sie Heterozygoten sind, und daß für die *b*-Form die Differentialformeln $C c my M S s Po$ und $C my M S s Po$ zutreffend sind. Es scheint also klein *s* die entscheidende Rolle zu spielen gegenüber der homozygotisch schwarzen Form und gegenüber der Irisch-*a*-Form, bei welcher *s* zu fehlen scheint.

Die Irisch-*b*-Form erhält man nämlich unter anderem bei folgenden Kreuzungen:

Einfarbig schwarz	$C my M S Po$	×	beispielsweise	$c my M s Po$, Albino
Schwarz Irisch- <i>a</i>	$C c my M S Po$	×	„	$c my M s Po$, Albino
Schwarzweiß-Scheck	$C my M s Po$	×	„	$c my M S Po$, Albino

MUDGE hebt hervor, daß bei seinen zahlreichen Zuchtversuchen die theoretischen Erwartungen, die sich auf die Kenntnis der genotypischen Differentialformeln, die Dominanzregeln und die Lehre von der Reinheit der Gameten stützen, niemals durch das Auftreten unvorhergesehener Formen Lügen gestraft worden sind. Auch bezüglich der Zahlenverhältnisse konstatiert er annähernde Übereinstimmung zwischen der theoretischen Voraussage und dem tatsächlichen Züchtungsergebnis. Es ist selbstverständlich, was schon ALLEN (1904) hervorgehoben hat, daß nicht alle vorausgesagten Typen im ersten oder zweiten Wurf einer und derselben Versuchsreihe auftreten oder aufzutreten brauchen, die Zahl der Individuen eines Wurfs ist zu klein. Nur große Zahlen können eine enge Annäherung an die theoretisch berechneten Verhältnisse ergeben.

In neuester Zeit teilte MORGAN (1909) die Ergebnisse einiger Kreuzungsversuche mit Ratten mit. Er operierte mit der schwarzen Ratte (*Mus rattus*) und der grauen Abart derselben (*Mus alexandrinus*), welche in den Vereinigten Staaten „roof rat“ genannt wird. Der wichtigste und zugleich ein überraschender Befund ist der, daß die Kreuzung zwischen der schwarzen Ratte und ihrer grauen Abart, nicht wie erwartet, und wie es sonst bei den Nagern allgemein der Fall ist, in F_1 lauter graue Ratten ergibt, sondern ausnahmslos (im ganzen 32 F_1 -Individuen!) schwarze Tiere. Schwarz ist also hier Grau übergeordnet. Bei Inzucht von F_1 erhielt MORGAN einen Wurf von vier schwarzen und einem grauen F_2 -Individuum.

Die weiteren Experimente beziehen sich auf einige Details in der Färbung und Zeichnung der Haare am Bauche.

Die graue Wanderratte (*Mus decumanus*) hat einen weißlichen Bauch. Die weißen Haare des Bauches sind dabei schwarz an ihrer Basis (während sie bei *Mus alexandrinus* ganz weiß sind). Kreuzt man eine (graue) Wanderratte mit einem Albino mit kryptomerem Schwarz (und vielleicht auch Grau), so erhält man, wie bekannt, lauter graue Ratten. Aber die Farbe des Bauches variiert in allen Abstufungen zwischen schiefergrau („slate“) und weiß. MORGAN erklärt sich das so, daß der Albino zwei Sorten von Gameten, solche mit dem Melanogen und solche mit dem Myochrogen, bildet. Wenn eine „schwarze“ Gamete des Albinos sich mit der

grauen der grauen Wanderratte vereinigt, dehnt sich das Schwarz an den Bauchhaaren von der Basis mehr oder weniger gegen die Spitze aus, und so entsteht Schiefergrau; vereinigt sich eine graue Gamete des Albinos mit der grauen der normal gefärbten Wanderratte, so entsteht der gewöhnliche, weißliche Bauch.

Kreuzt man eine wilde, graue Wanderratte mit einem Albino, so tritt am Bauch der meisten F_1 -Individuen, wie schon den früheren Beobachtern bekannt war (auch bei der Kreuzung einer schwarzen Wanderratte mit einem Albino), rein Weiß auf, in Form eines Fleckens oder eines Streifens. Die Haare sind hier ganz weiß. MORGAN glaubt, daß dies ein Zeichen unvollständiger Dominanz der Einfarbigkeit sei. Wie die Analyse der F_2 -Generation ergibt, enthält der Albino Fleckzeichnung im kryptomeren Zustand. Diese kryptomere Fleckzeichnung bewirkt in F_1 das Weiß am Bauche. Es handelt sich sozusagen um eine schwache Stelle, an welcher der rezessive Charakter der Fleckzeichnung zur Geltung kommen kann, während er sonst überall durch die Einfarbigkeit unterdrückt ist. In der F_2 -Generation treten Graue, Schwarze, Graue mit Flecken, Schwarze mit Flecken und Albinos auf. Bei den einfarbig grauen Individuen zeigt der Bauch verschiedene Abstufungen von Weiß zu Schiefergrau.

Weitere Experimente werden zeigen, ob die MORGANSche Deutung des Weißes auf dem Bauche der Einfarbig \times Albino-Hybriden (eine ähnliche findet sich auch bei MUDGE) als schwache Stelle, wo der untergeordnete Charakter das Übergewicht erlangen kann, sich aufrechterhalten lassen wird. Das Programm für die Untersuchungen scheint mir andere Erklärungsrichtungen in den Vordergrund stellen zu sollen. Das Weiß am Bauche ist nicht ein ausschließlich hybrider Charakter, sondern kommt auch sowohl bei wilden grauen, als bei wilden schwarzen Ratten vor.

Sowohl MUDGE als MORGAN haben versucht, die Hausratte (MORGAN auch ihre Abart *alexandrinus*) mit der Wanderratte zu kreuzen, beide ohne irgendwelchen Erfolg.

Zu der Schatten- oder Gespenstzeichnung („ghost-pattern“) von MUDGE bemerkt Bateson (1909, S. 145): „Bei schwarzen Leoparden und schwarzen Kätzchen läßt sich ein ähnlicher ‚damask-effect‘ oft beobachten, in der Weise, daß die Stellen, welche beim gefleckten Leoparden oder bei der moirierten (‚tabby‘) Katze hell sind, sich bei genauerer Prüfung erkennen lassen“.

Dagegen ist Hagedoorn (1911, S. 120) ganz ungläubig. Er sagt, daß er sich davon überzeugt habe, daß das „ghost-pattern“ mit Scheckzeichnung nichts zu tun habe. Mit der Erscheinung habe es folgende Bewandnis: Wenn bei der jungen albinotischen Ratte im Alter von ca. 2 Monaten die Mauserung beginnt, so tritt das neue Haar zuerst an den Seiten auf und breitet sich von da allmählich auf den Rücken aus. Diejenigen Teile nun, an denen das alte Haar ausfällt, lassen durch das kurze neue Haarkleid hindurch die rosige Haut durchschimmern, während die Stellen, wo das neue Haarkleid schon stärker gewachsen ist, viel weißer sind. Ähnliche Erscheinungen kommen auch bei einfärbigen Tieren vor.

Hagedoorn (1911) macht die Mitteilung, daß er aus der Kreuzung von *My my*-Ratten mit *my my*-Exemplaren in 11 Würfen im ganzen 40 Junge erhielt, von denen genau entsprechend der theoretischen Erwartung 20 Exemplare *My my* und 20 Exemplare *my my* waren.

II. Dauernde Beeinflussung von Zeichnungsmerkmalen bei irischen und Haubenratten durch Kreuzung. Bildung unreiner Gameten. Inkonstanz der Erbinheiten. Veränderung der genotypischen Grundlage des Rückenstreifens bei der Haubenratte durch Selektion. MacCurdy and Castle.

Hansford MacCurdy and W. E. Castle (1907) haben Zeichnungsvarietäten der Wanderratte benutzt, um durch umfangreiche Zuchtversuche den beiden großen und hochaktuellen Fragen näherzutreten:

1. Vermag bloße Selektion diskontinuierliche Variationen dauernd zu verändern, zu beeinflussen oder, in unsere neuere Terminologie übersetzt, vermag Selektion allein die genotypische Grundlage eines Organismus zu verschieben?

2. Vermag Kreuzung (Bastardierung) diese genotypische Grundlage dauernd zu beeinflussen? Diese zweite Frage hängt selbstverständlich mit der anderen untrennbar zusammen, oder ist vielmehr mit ihr identisch: bilden die Hybriden reine Gameten, oder beeinflussen sich vielmehr die Gene bei der Hybridation mehr oder weniger, so daß die Hybriden mehr oder weniger modifizierte, befleckte, unreine, infizierte Gameten erzeugen.

Eine Reihe von Vorversuchen von MAC CURDY und CASTLE bestätigen zunächst die Untersuchungsergebnisse von CRAMPE und DONCASTER über die alternative Vererbung und die Dominanzverhältnisse der Rassenmerkmale bei der Wanderratte. Wir teilen einiges darüber mit. Albinismus ist absolut rezessiv gegenüber jeglicher Pigmentierung. Farbige heterozygotische Ratten (mit dem rezessiven Faktor c , welcher den Albinismus bedingt) ergaben bei Inzucht 129 Albinos und 384 farbige Junge. (Theoretische Erwartung 128 : 385!) Bei Kreuzung von Albinos mit farbigen Heterozygoten (mit dem rezessiven Faktor c) entstanden 201 Albinos und 244 farbige Junge (Erwartung: die Hälfte Albinos und die andere Hälfte pigmentierte Junge). — Von den 18 verschiedenen, partiell albinotischen Biotypen, die man theoretisch erwarten kann, wenn man mit MAC CURDY und CASTLE die drei Paar frei kombinierbaren Allelomorpha $C > c$, $My > M$ und $S > Po$ annimmt, sind 17 wirklich nachgewiesen worden, nur die Kombination CMS noch nicht. Die 17 verschiedenen Biotypen gehören nur vier äußerlich unterscheidbaren Phänotypen an; es sind dies die grauen und die schwarzen Irländer und die grauen und die schwarzen Schecke. Unsere Verfasser halten nämlich die beiden Irländerformen a und b nicht besonders auseinander. Den einfarbig pigmentierten und den total albinistischen Formen setzen sie die Schecke und Irländer als partielle Albinos gegenüber.

In zwei sehr lehrreichen Tabellen fassen die beiden amerikanischen Forscher die Resultate von 23 verschiedenen Kreuzungsversuchsreihen zusammen, wobei sie immer die tatsächlichen Resultate mit den theoretisch erwarteten vergleichen, die durchwegs eine große Annäherung zeigen. Wenn nun auch die ausgedehnten Untersuchungen ergeben haben, daß die geprüften Merkmale unabhängig, selbständig und frei kombinierbar sind und den MENDELSchen Regeln der alternativen Vererbung gehorchen, daß ferner im allgemeinen die untersuchten Variationen den Charakter von diskontinuierlichen tragen, so legen doch MAC CURDY und CASTLE



Fig. 128.

Variation in der Ausdehnung der Pigmentierung bei hybriden Haubenratten. Bei 4 die Ausdehnung in der Ausgangssippe. 1 und 3 reduzierte, 2 vermehrte Pigmentierung. Nach MACCURDY and CASTLE. 1907.

großes Gewicht darauf, daß das letztere nicht immer der Fall ist. Die weißen Stellen der partiellen Albinos (Irländer und Schecke) zeigen in ihren Dimensionen eine sehr große fluktuierende Variabilität, so daß sogar Einfarbigkeit als ein extremer Fall irischer Zeichnung auftreten kann. Auch irische Zeichnung und Scheckzeichnung gehen gelegentlich ineinander über.

MAC CURDY und CASTLE haben ihre Versuche über die dauernde Beeinflussung von mendelnden Merkmalen durch Selektion einerseits und Kreuzung andererseits an partiell albinistischen Ratten, den Irländern und Schecken, angestellt. Wir erinnern uns, daß bei der irischen Zeichnung der Bauch der sonst einfarbig grauen oder schwarzen Tiere in geringerer oder größerer Ausdehnung weiß ist. Bei jenen Schecken hingegen, die unsere Forscher als Haubenratten („hooded rats“) bezeichnen, sind die weißen Bezirke viel umfangreicher. Das Pigment (grau oder schwarz) kommt nur am Kopfe, an den Schultern und Vorderbeinen vor und bildet das, was die Züchter Haube nennen (Fig. 128, 129). Dazu kommt ein mediodorsaler Pigmentstreifen von wechselnder Länge und Breite, der in den Versuchen von MAC CURDY und CASTLE eine große Rolle spielt. Würde sich dieser mediodorsale Pigmentstreifen so ausdehnen, daß er den ganzen Rücken und die Seiten des Körpers einnähme, so würde die irische Zeichnung entstehen (Fig. 129).

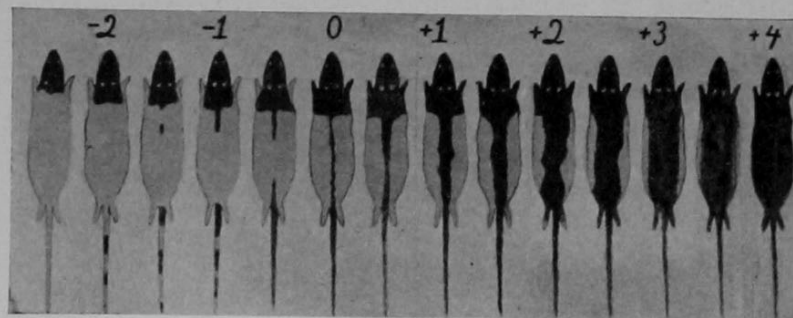


Fig. 129.

Variationsreihe der Haubenrattenzeichnung; links das Minusextrem der Pigmentaushnung, rechts das Plusextrem. Nach CASTLE. 1912.

a) Beeinflussung des pigmentierten Rückenstreifens durch die Kreuzung der Haubenratte mit der irländischen.

Der pigmentierte (graue oder schwarze) Rückenstreifen der Haubenratten (Schecke) ist in seiner Ausdehnung (Länge, Breite) sehr variabel. Er beschränkt sich in vielen Fällen auf den Hinterrücken. Um seine Veränderungen exakter zu bestimmen, wurde bei jedem Individuum so gut wie möglich seine Ausdehnung in Prozenten der gesamten Rückenoberfläche (hinter der Haube) gemessen.

Das Ausgangsmaterial an Haubenratten bestand aus 183 Individuen mit dem latenten Faktor *c* (Albinismus), in deren Aszendenz indes, soweit bekannt, kein irisches Blut vorkam. Diese 183 Individuen gehörten drei aufeinander folgenden Generationen an und bilden die Population A. Um die Variationskurve für den

Rückenstreifen innerhalb dieser Population zu konstruieren, wurden ihre Individuen in Klassen eingeteilt, eine jede Klasse mit dem Spielraum von 10 % der Rückenfläche. Also enthält die unterste Klasse die Varianten, deren Rückenstreifen 0—9 % der Rückenfläche einnahm, Mittelwert 4,5 %, die zweite Klasse die Varianten mit dem Prozentsatz 10—19, Mittelwert 14,5 usw. Auf den über den Mittelwerten errichteten Ordinaten wurde die Frequenz (die Zahl der zu der betreffenden Klasse gehörenden Individuen) eingetragen. Die mit diesen Anhaltspunkten konstruierte Kurve ist eine einseitige, eingipflige und hochgipflige. Die

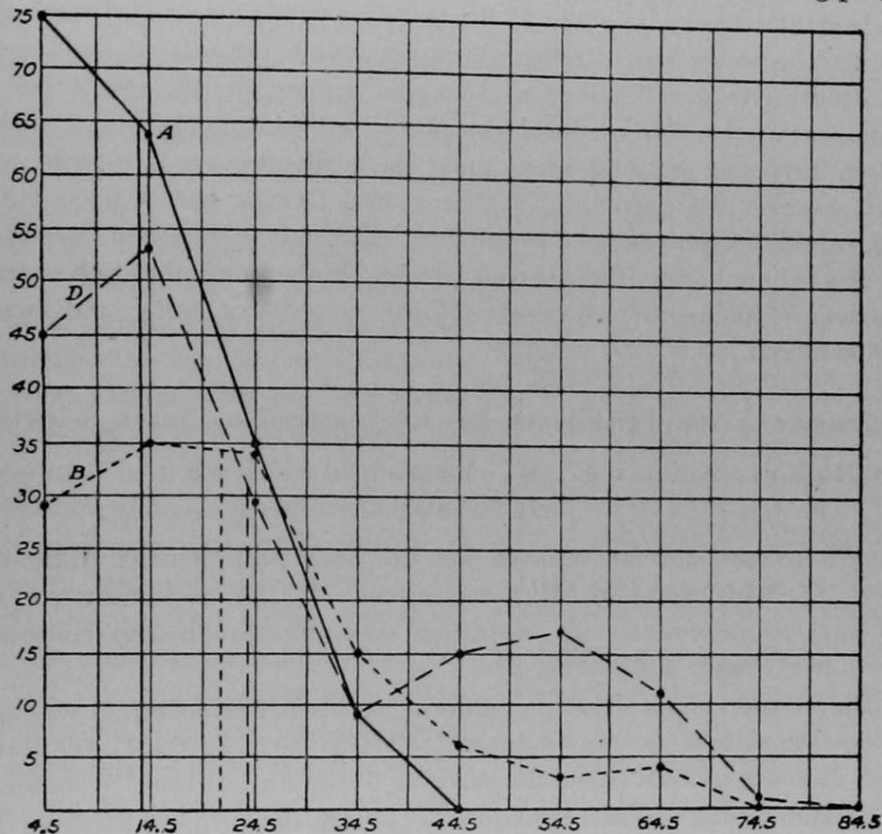


Fig. 130.

Variationskurven für die prozentualische Ausdehnung des Rückenstreifens bei Haubenratten. *A* bei einer nicht infizierten, *B* bei einer durch Kreuzung mit Irländern infizierten Population. Die Senkrechten geben die Lage der Mittelwerte an. Näheres im Text. Nach MACCURDY and CASTLE.

Gipfelklasse (Klasse der größten Frequenz) ist die mit dem geringsten Mittelwert, d. h. diejenige, bei welcher sich die Oberfläche des Rückenstreifens zur gesamten Rückenoberfläche wie 4,5 : 100 verhält. Die ganze Population verteilt sich auf die vier untersten Klassen. Der Mittelwert für die ganze Population ist 13,3. Seine Lage ist durch die senkrechte Linie angegeben, welche die ganze Population *A* in zwei gleiche Hälften teilt (Fig. 130).

MAC CURDY und CASTLE machten nun folgende Versuche. Sie kreuzten Haubenratten dieser Ausgangspopulation *A* (ohne irisches Blut in der Aszendenz) mit heterozygotischen Irländern, welche das rezessive Gen für Hauben- oder Scheck-

zeichnung enthielten, da sie aus einer Kreuzung von Individuen der Haubenrattenpopulation *A* mit Irländern herrührten. Das rezessive Haubenblut der heterozygotischen Irländer, die zur Kreuzung benutzt wurden, stammte also auch aus der Quelle der Haubenrattenpopulation *A*, aber es hatte vielleicht Gelegenheit gehabt, durch irisches Blut beeinflusst, befleckt und verdorben zu werden.

Die Kreuzungen ergaben, wie erwartet, neben Albinos und Irländern wiederum Haubenratten, und zwar im ganzen 126 Exemplare, welche die Population *B* bilden, deren Variationskurve *B* die Fig. 130 wiedergibt. Während bei Population *A* der Mittelwert des Rückenstreifens 13,3 war, so ist er bei dieser „infizierten“ Population *B* 21,2, also ist der Streifen durchschnittlich doppelt so groß geworden. Die Variationsbreite der Population *B* ist viel größer als die von *A*; sie umfaßt sieben Klassen; die höchste ist durch den Mittelwert 64,5 repräsentiert. Die Klasse der größten Frequenz ist jetzt nicht mehr die niederste, sondern steht auf einer bedeutend höheren Rangstufe. MAC CURDY und CASTLE haben noch eine Reihe anderer „Infektionskreuzungen“ ausgeführt, alle mit demselben Resultat, daß man die Ausdehnung des Rückenstreifens der Haubenform durch Kreuzung mit der ausgedehnten pigmentierten irischen Form vergrößern kann, und zwar wahrscheinlich dauernd.

b) Erzeugung von Variationen des Rückenstreifens durch Selektion.

1. Selektion in der Richtung der Reduktion des Streifens.

MAC CURDY und CASTLE wählten aus der oben besprochenen Haubenrattenpopulation *A* (Mittelwert des Rückenstreifens 13,3, Variationskurve siehe *A* Fig. 130, 131) 11 Individuen mit schmalen oder unterbrochenem Rückenstreifen aus. Mittelwert dieser Population 11.

a) Die 11 Individuen dieser Population mit dem Mittelwert 11 erzeugten bei Inzucht eine Population (*G*) von 83 Jungen mit dem Mittelwert 9,6. Die Variationskurve des Rückenstreifens dieser Population ist in Fig. 131 mit *G* bezeichnet.

b) 28 Individuen dieser Population *G*, — von denen mit kleinerem Rückenstreifen, Mittelwert 7,8, — erzeugten eine Population *H* von 61 Individuen, deren Rückenstreifen den Mittelwert von 5,6 repräsentierte, und von denen einige wenige Individuen überhaupt keinen Rückenstreifen besaßen. Variationskurve *H*. (Fig. 131.)

c) Diese ungestreiften Individuen und einige Individuen mit sehr reduziertem Rückenstreifen der Population *H* (Mittelwert dieses Ausschusses 1,7) erzeugten eine Population *I* von 34 Jungen mit dem Mittelwert 4. 24 von diesen Jungen gehörten der niedersten (2 %) Klasse an. Variationskurve *I*. (Fig. 131.)

MAC CURDY und CASTLE kommentieren diese bemerkenswerten Resultate in folgender Weise. Ein Vergleich der Variationskurven *A*, *G*, *H* und *I* zeigt, daß die Selektion beständig den durchschnittlichen Umfang des Pigmentstreifens vermindert hat, durch Verkürzung der Variationsbreite (der Kurvenbasis) ausschließlich auf Kosten der höheren Durchschnittswerte, die sukzessive eliminiert werden. Es wird die Schiefeit der Variationskurve verringert und der Abstand

zwischen der Stelle des Mittelwertes und dem Fußpunkt des Kurvengipfels reduziert. Besonders beachtenswert ist das Fehlen eines Rückschlages. Der Mittelwert der Tochtergenerationen bleibt nicht in irgendeiner uniformen Weise hinter dem Mittelwert ihrer elterlichen Generationen zurück. Diese Tatsache und die abnehmende Schiefeit der Variationskurve weisen darauf hin, daß die durch Selektion hervorgerufene Reduktion in der Ausdehnung des pigmentierten Rückenstreifens wohl eine dauernde sein wird, d. h. daß eine beständige, fixe, schmalstreifige Varietät der Haubenratten erzeugt worden ist.

So weit die Gewährsmänner!

Im Lichte der JOHANNSENSCHEN Lehre erhält aber doch wohl die ganze Erscheinungsreihe ein anderes Gesicht. Es sieht ganz so aus, als ob die Experimentatoren bei fortgesetzter Auslese aus der ursprünglichen, noch sehr gemischten *A*-Population schließlich eine reine Linie oder reine Linien mit dem geringsten oder sehr geringem Mittelwert des Rückenstreifens isoliert hätten, innerhalb welcher die Selektion machtlos und der Rückschlag ein vollständiger wäre (siehe die Orientierung über diese wichtige Frage S. 24). Für diese Auffassung spricht besonders auch der Umstand, daß die Nachkommen (*I*-Population) der *H*-Population einen beträchtlich größeren Mittelwert mit Bezug auf den Rückenstreifen aufwiesen, als ihre Elterngeneration (4 : 1,7). Vielleicht bildeten extreme Minusmodifikanten der mit Bezug auf Ausdehnung des Rückenstreifens niedersten reinen Linie die elterliche Generation der *I*-Population; dann wäre der Rückschlag vollkommen erklärlich. — Ist diese Auffassung richtig, so wäre zu vermuten, daß sich aus einer Population von dem Charakter und der Zusammensetzung der *A*-Population auch bei noch so lang fortgesetzter Zuchtwahl niemals eine konstante reinweiße Form züchten lassen würde.

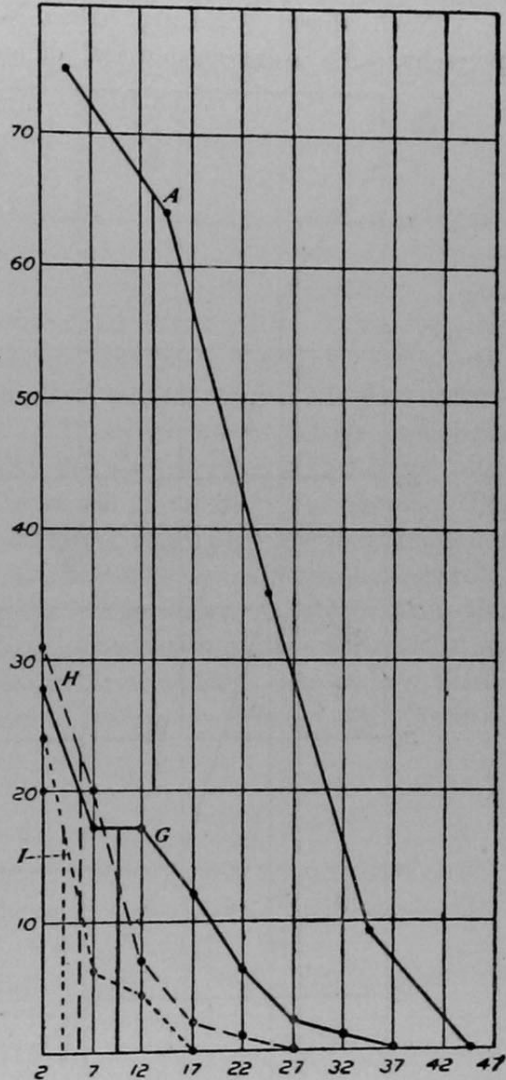


Fig. 131.

Variationskurven des Rückenstreifens bei den durch Selektion aus der Population *A* gewonnenen Tochter-, Enkel- und Urenkelpopulationen *G*, *H* und *I*. Selektion in der Richtung der Reduktion des Streifens. Als Variationsbreite der Klassen sind bloß 5% angenommen. Die Mittelwerte der aufeinanderfolgenden Klassen sind 2, 7, 12, 17 usw. Näheres im Text. Nach MACCURDY and CASTLE.

2. Selektion in der Richtung der Vergrößerung (Verbreiterung und Verlängerung) des Rückenstreifens.

Nach dieser Richtung haben MACCURDY und CASTLE folgende Versuche gemacht. Als Ausgangsmaterial dienten großstreifige Individuen von Hauben-

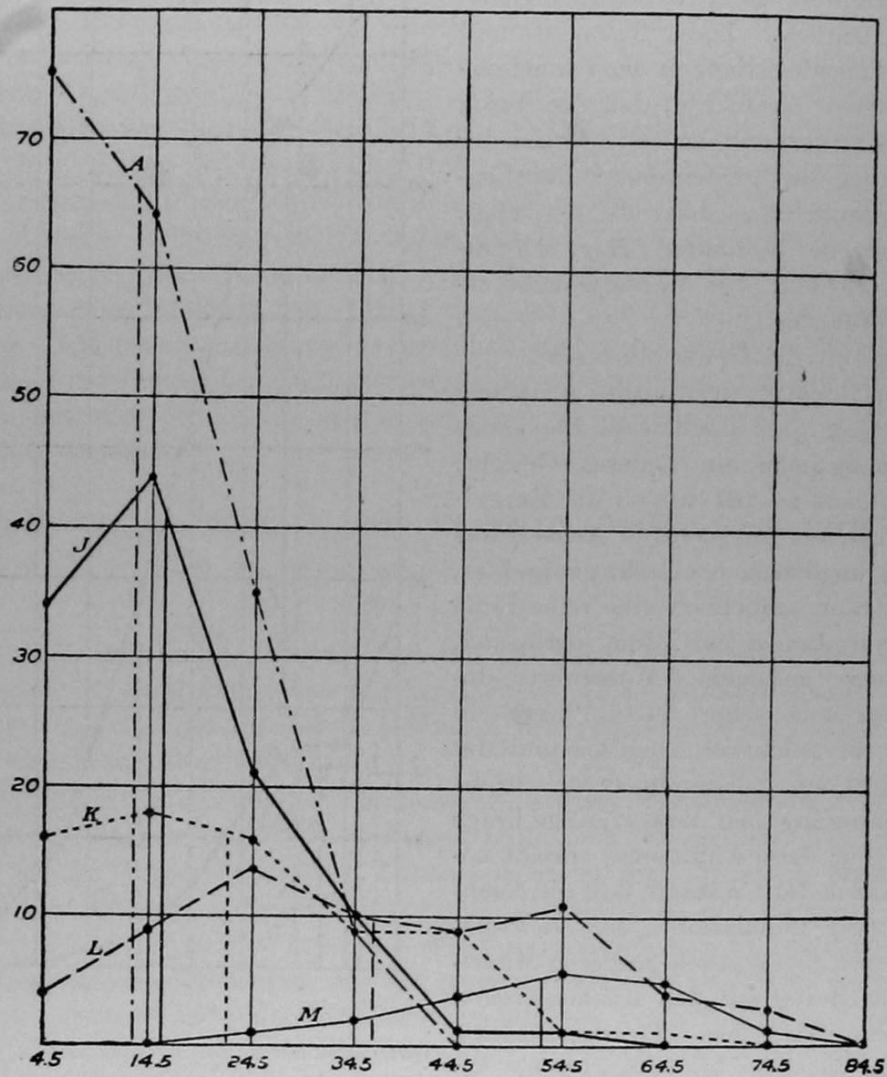


Fig. 132.

Variationskurven des Rückenstreifens von Haubenratten zur Demonstration der Wirkung der Selektion in der Richtung der Vergrößerung des Areal's des Rückenstreifens. Näheres im Text.

Nach MACCURDY and CASTLE.

ratten, die aus Kreuzungen von Haubenratten mit Irländern herrührten. Solche Kreuzungen haben ja die Wirkung, bei den Nachkommen vom Haubenratten-(Scheck-)Typus den Rückenstreifen zu vergrößern.

a) Bei dem ersten Versuch wurden Individuen ausgewählt, deren Mittelwert (mit Bezug auf den Rückenstreifen) 12 % betrug.

Diese Population, Mittelwert 12 %, ergab bei Inzucht 111 Junge (Population J) mit dem Mittelwert 15,8. Variationskurve J, Figur 132.

b) Bei einem zweiten Versuche wurden Individuen mit dem höheren Mittelwert 23 % verwendet.

Diese Population ergab bei Inzucht 70 Junge (Population K) mit dem Mittelwert 22,2. Variationskurve dieser Population K, Fig. 132.

c) Bei einem dritten Versuch zeigte die ausgewählte elterliche Population den noch höheren Mittelwert von 40,7.

Diese Population ergab bei Inzucht 64 Junge (Population L) mit dem Mittelwert 36,2 %. Siehe Fig. 132, Variationskurve L.

d) Bei einem vierten Versuch wurde eine Enkelpopulation gezüchtet. Dabei wurden als Eltern extrem großstreifige (breit- und langstreifige) Exemplare der Population L „und einer späteren Generation“ mit dem Mittelwert 50 % verwendet. Die erzielte Enkelpopulation M bestand aus 19 Jungen mit dem Mittelwert 53 %. Variationskurve M der Fig. 132. Diese sehr flache Kurve ist nahezu symmetrisch, der Mittelwert dem Fußpunkt des Gipfels stark angenähert, alles Symptome dafür, daß sich die Population einem fixen Biotypus nähert. Die Selektion war wirksam. Eine bestimmte uniforme Regression entweder nach der Plus- oder Minusrichtung ist bei den Tochtergenerationen nicht nachweisbar.

Nach dem, was wir über eine Interpretation im JOHANNSENSCHEN Sinne der auf die Reduktion des Rückenstreifens hinzielenden Selektionsversuche gesagt haben, können wir uns einen Kommentar dieser zweiten Gruppe von Selektionsversuchen ersparen. Es muß aber darauf hingewiesen werden, daß die Autoren keine Individualzucht getrieben haben.

Ergänzende Bemerkungen zu C. Die Ratte.

Über Iwanoffs Kreuzung von Ratte und Maus durch künstliche Befruchtung siehe das Referat über IWANOFFS Arbeiten am Ende des ersten Abschnittes: Säugetiere.

Über Przibrans Versuche an „Hitzeratten“ (1909) siehe das Kapitel über Vererbung erworbener Eigenschaften.

Über Helen Dean Kings Arbeiten (1911), das Zahlenverhältnis der beiden Geschlechter bei Nachkommen einseitig kastrierter und hybrider norwegischer Ratten betreffend, siehe das Kapitel über die Bestimmung des Geschlechts.

D. Das Kaninchen. *Lepus cuniculus domesticus* L.

I. Haarfarbe und Zeichnung. Haarlänge. F. A. Woods, Castle and Allen, C. C. Hurst, Castle mit Walter, Mullenix und Cobb, Hagedoorn, R. C. Punnett, V. Haecker, James Wilson.

F. A. Woods (1903) stellte seit Frühjahr 1899 Experimente über die Vererbung der Farbe beim Kaninchen an, in der Absicht, exaktes Beweismaterial für die GALTONsche Theorie vom Ahnenerbe zu gewinnen (siehe S. 426, 432 ff.).

Er hat gegen 350 Junge gezogen; bis zur Zeit der Veröffentlichung hat er aber stets starke Abweichungen von den Resultaten konstatiert, die nach jener Theorie zu erwarten waren. Er unterzieht deshalb die Resultate einer Prüfung von MENDELschen Gesichtspunkten aus.

Die ursprüngliche Absicht WOODS' war, durch künstliche Zuchtwahl eine reine schwarze Rasse zu ziehen und diese dann mit Albinos zu kreuzen. Es ist ihm dies, obschon er mehrere Generationen züchtete, nicht gelungen. (Weil er die genotypische Beschaffenheit der Versuchstiere nicht durch geeignete Kreuzungsanalysen kontrollierte. A. L.) WOODS' Vererbungsexperimente zerfallen in drei Gruppen: 1. Schwarz \times Schwarz, 2. Schwarz \times Albinos, 3. Paarungen von Albinos mit schwarzer Aszendenz. Das Zuchtmaterial wurde individuell registriert.

Bemerkenswert, weil von einem Autor herrührend, welcher dem Mendelismus mit einem gewissen Mißtrauen gegenüberstand, ist folgender Passus, der sich auf die Zucht von Albinos bezieht. „Es ist mir immer sehr seltsam vorgekommen, daß zwei albinotische Eltern, welche beide von fast ganz schwarzen Vorfahren abstammen, nie imstande sein sollten, Junge mit auch nur einer Spur von Schwarz hervorzubringen. Da die Tatsache aber in jedem einzelnen Falle absolut festgestellt wurde, so kann man nicht dadurch über sie hinweg gehen, daß man von Präpotenz spricht; denn wenn es sich um bloße Präpotenz handelte, so müßte doch gelegentlich etwas Schwarz auftreten.“

Wir verzichten bei der Berichterstattung auf die vollständige Wiedergabe der Tabellen, da ja die WOODSSchen Resultate inzwischen überholt worden sind.

A. Kreuzungen von schwarzen Kaninchen untereinander.

Aus 33 Paarungen schwarzer Eltern¹⁾ erhielt Woods im ganzen 150 F_1 -Nachkommen, unter welchen 105 schwarz, 28 albinotisch, 9 grau und 8 gelb waren. Intermediäre Formen oder Schecke kamen bei diesen Zuchten nie zustande. Zu den Kreuzungen wurden zehn verschiedene schwarze Männchen und 12 verschiedene schwarze Weibchen benutzt und diese in verschiedener Weise kombiniert. Das Resultat ist durchaus verständlich. Die Erbformeln dieser Tiere waren aber, wie durch die Einzelresultate bestätigt wird, verschieden, durch heterozygotisches Vorkommen von Faktoren oder durch Ausfall von hypostatischen Faktoren.

B. Kreuzungen von schwarzen mit weißen (albinotischen) Kaninchen.

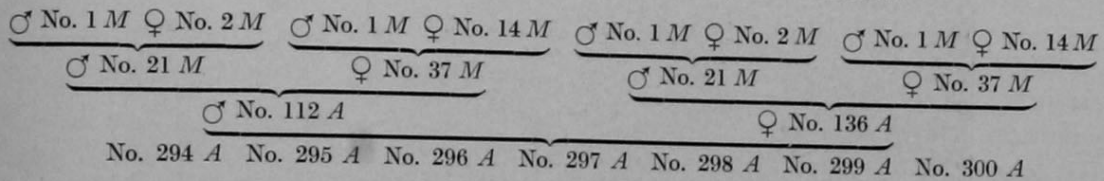
Aus 14 Paarungen gingen im ganzen 69 Junge hervor; von diesen waren 34 schwarz, 25 weiß, 3 grau und 7 schwarz gescheckt oder gefleckt. Dieses Gesamtergebnis ist ebensowenig befremdlich, wie die Einzelresultate, die Woods anführt, wenn wir wissen, daß erstens Schwarz homozygotisch und heterozygotisch vorkommen kann, und daß die Albinos alle Farben und auch den Scheckcharakter kryptomer, und zwar homozygotisch wie heterozygotisch, enthalten können. Der

¹⁾ Ein fast ganz schwarzes Kaninchen (ein MM -grauschwarzes) ist in Fig. 139 B dargestellt.

ganzen Anlage der Zucht gemäß herrscht die schwarze Farbe und die Einfarbigkeit vor.

C. Kreuzungen von weißen Kaninchen untereinander.

Woods hat 18 Paarungen von Albinos (drei verschiedene Männchen und sechs verschiedene Weibchen verschieden kombiniert) vorgenommen und 86 Junge erhalten, lauter Albinos. Das ist die MENDELSche Erwartung und ist mit dem GALTONschen Gesetz um so weniger vereinbar, als bei 11 von den 18 Paarungen von Albinos das Weibchen und das Männchen sowohl einen schwarzen Vater als eine schwarze Mutter und auch vier schwarze Großeltern hatte. Von einer dieser Zuchten folgt hier der Stammbaum. M = Schwarz; A = Albino.



Zum Schluß berichtet Woods noch über folgenden Zuchtversuch, dessen Ausgang er sich nicht erklären kann (und damals noch nicht erklären konnte A. L.). Er kreuzte einen weißen Rammler mit einem braungelben Weibchen und erhielt in drei Würfen 19 Junge, nämlich 8 schwarze, 9 weiße und 2 graue, aber kein einziges von der Farbe der Mutter.

Das Resultat läßt sich nach der qualitativen Seite leicht an der Hand neuerer Forschungsergebnisse erklären, wie aus folgender Entwicklung aus den mutmaßlichen Erbformeln hervorgeht.

C = Chromogen	c Fehlen desselben (Albinismus).
My = Sprenkelungsgen	my „ „
M = Gen für Schwarz	m „ „
Ph = „ „ Braun	ph „ „
$My > M > Ph$	

P_1 -Generation: weißer Rammler \times braungelbes Weibchen.
 $cc My my M M Ph Ph \times C c my my m m Ph Ph$

Gameten: $c My M Ph$ \times $C my m Ph$
 $c my M Ph$ $c my m Ph$

F_1 -Generation: 4 Kombinationen, nämlich:

1. $C c My my M m Ph Ph$ = Grau.
2. $cc My my M m Ph Ph$ = Albino.
3. $C c my my M m Ph Ph$ = Schwarz.
4. $cc my my M m Ph Ph$ = Albino. (A. L.)

W. E. Castle and Glower M. Allen berichteten 1903 über folgenden Zuchtversuch mit Kaninchenalbinos. Sie paarten drei weiße Geschwister-Kaninchen, ein Männchen und zwei Weibchen, von gescheckten Eltern, miteinander und erhielten in drei Würfen 17 Junge, alle Albinos.

Die Hauptuntersuchungen seit Woods verdanken wir C. C. Hurst (1905), Castle (1905, 1907, 1909) und Punnett (1912). Hurst (1905) begann sie mit

zwei äußerlich scharf geschiedenen Rassen, dem Angoraalbino (Fig. 134) und dem belgischen Riesenkaninchen (Fig. 133).

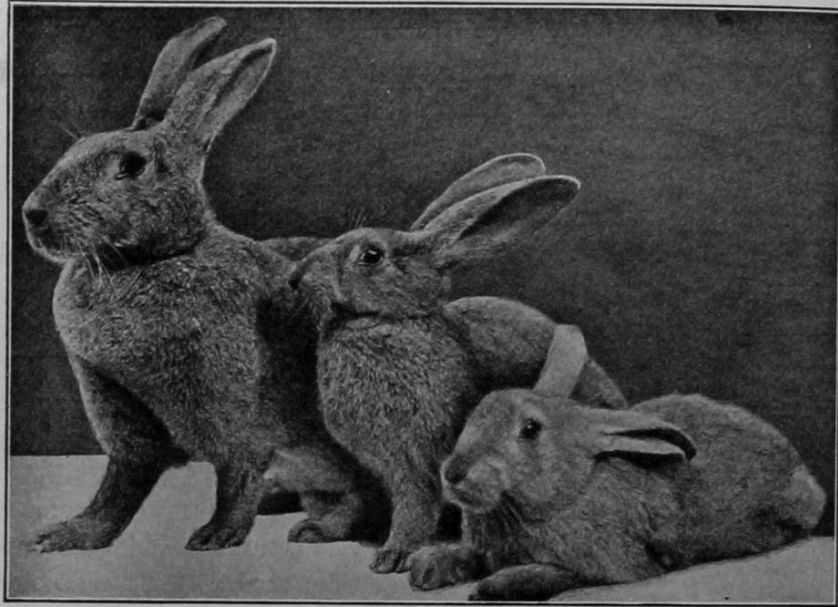


Fig. 133.

Belgisches Riesenkaninchen, Häsin mit zwei Jungen. Cliché von Dr. F. POPPE, Leipzig.

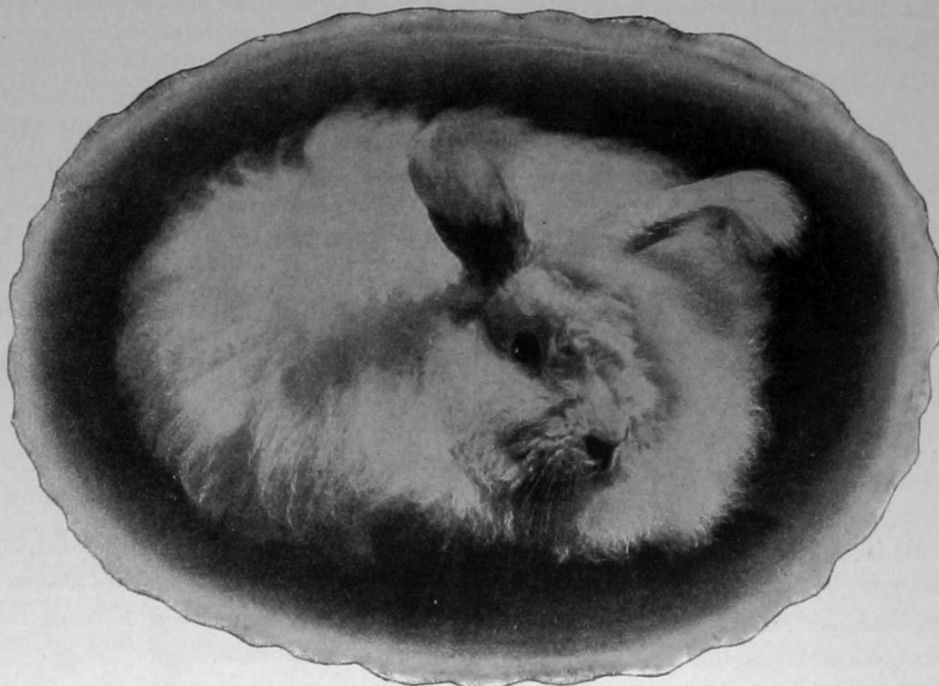


Fig. 134.

Weißes Angorakaninchen. Cliché von Dr. F. POPPE, Leipzig.

Es stellte sich bald heraus, daß sich diese Rassen äußerlich durch zwei Paare einheitliche Merkmale unterscheiden, die wir deshalb in erster Linie charakterisieren wollen.

A. Kurzes Haar und Angorahaar. Der Pelz des Belgiers (Fig. 133) ist dick, die Haare ziemlich grob und kurz, wie beim wilden Kaninchen, selten länger als 1 Zoll. Beim Angorakaninchen (Fig. 134) sind die Haare sehr lang, oft länger als 6 Zoll, so daß die Umrisse des Nacktkörpers verhüllt werden. Der Pelz ist seidenweich, leicht gewellt. Wenn er nicht fleißig durchgekämmt und gebürstet wird, verfilzen sich die Haare zu Knoten.

B. Normalzustand im Gegensatz zu Albinismus. Unter Normalzustand des Belgiers werden verschiedene Merkmale verstanden, die fest verbunden zu sein scheinen, so daß man zurzeit annehmen kann, daß sie durch ein einheitliches Gen bedingt werden, nämlich a) gefärbte Haut, b) pigmentiertes Haar, c) dunkle Augen, d) normale Bewegungen. Die Albinos hingegen haben a) eine helle, pigmentlose Haut, b) weißes Haar, c) rote Augen, d) eine eigentümliche Gewohnheit, den Kopf hin und her zu schwingen, wenn der Körper ruht. — Die Farbe des Haarkleides des Belgiers ist gelbgrau.

Beide Rassen lassen sich rein züchten.

Eine erste Kreuzung von reinen Angoraalbinos mit reinen Belgiern ergab in der F_1 -Generation lauter normale Junge mit pigmentierter Haut, dunklen Augen und kurzem Pelz von der grauen Farbe des gemeinen wilden Kaninchens. Die F_1 -Jungen aus der Kreuzung Albino ♂ × Belgier ♀ waren alle einfarbig, diejenigen aus der Kreuzung von Angoraalbino ♀ × Belgier ♂ zeigten hingegen mit einer Ausnahme mehr oder weniger weiß an allen vier Beinen.

Die grauen F_1 -Hybriden ergaben nun bei Inzucht das bunte Bild von 14 verschiedenen F_2 -Phänotypen. Solche „Variationsepidemien“ in der zweiten Hybridengeneration sind den Tier- und Pflanzenzüchtern schon längst wohl bekannt, blieben aber früher ganz rätselhaft. Im Lichte der MENDELSchen Lehre erscheinen sie als etwas selbstverständliches. — Die 14 F_2 -Phänotypen, die im Versuch auftraten, sind folgende:

1. Kurzhaarig, normal (im Gegensatz zu albinistisch), grau, einfarbig.
2. Kurzhaarig, normal, grau, gefleckt.
3. Kurzhaarig, normal, grau, Holländerzeichnung.
4. Kurzhaarig, normal, schwarz, einfarbig.
5. Kurzhaarig, normal, schwarz, gefleckt.
6. Kurzhaarig, normal, schwarz, Holländerzeichnung.
7. Kurzhaarig, albino, weiß.
8. Angora, normal, grau, einfarbig.
9. Angora, normal, grau, gefleckt.
10. Angora, normal, grau, Holländerzeichnung.
11. Angora, normal, schwarz, einfarbig.

12. Angora, normal, schwarz, gefleckt.
13. Angora, normal, schwarz, Holländerzeichnung.
14. Angora, albino, weiß.

Diese Zusammensetzung der F_2 -Generation enthüllte weitere rezessive bzw. kryptomere Vererbungseinheiten und war der Wegweiser für die Disposition der Zuchtversuche.

a) Kurzhaarigkeit und Langhaarigkeit (Angorapelz).

Sowohl rassige Kurzhaarigkeit als Angorapelz bleiben bei Inzucht konstant. Kurzhaarigkeit ist dominant über Langhaarigkeit.

Ein homozygotischer Belgier, ♀, gepaart mit einem homozygotischen Angoralbino, ♂, ergab 26 kurzhaarige Hybride. Ein homozygotischer Belgier, ♂, gepaart mit einem homozygotischen Albino, ♀, ergab 16 kurzhaarige Hybride.

Dem allgemeinen Aussehen nach war der kurzhaarige Pelz der Hybriden nicht zu unterscheiden von dem Kleid des kurzhaarigen elterlichen Biotypus (des belgischen Kaninchens). Eine sorgfältige Untersuchung enthüllte jedoch schwache Spuren einer Angorainfektion, sowohl mit Bezug auf die Länge als die Textur der Haare. Allein diese Infektion war so geringfügig, daß jemand, der nichts von der Angoraelternschaft gewußt, diese unmöglich erraten hätte. Weitere Untersuchungen bestätigten, daß Kurzhaarigkeit als dominantes Merkmal weder durch das Geschlecht, noch auch durch persönlichen oder Rassencharakter beeinflusst wird. Die Dominanz ist eine reine Funktion der Eigenschaft Kurzhaarigkeit.

Inzucht der kurzhaarigen F_1 ergab bei 15 Versuchen 53 kurzhaarige und 17 Angorajunge der F_2 -Generation (theoretische Erwartung 3:1). Das Angorakleid der F_2 -Generation ließ sich in keiner Weise von demjenigen gleichaltriger Angorahomozygoten unterscheiden, und das kurze Haarkleid stimmte mit dem der P_1 - und F_1 -Generation überein. Bei Rückkreuzungen von kurzhaarigen Heterozygoten mit Angoras entstanden unter 38 großgezogenen Jungen 20 kurzhaarige und 18 Angoras (theoretische Erwartung 19:19).

Bei Rückkreuzungen von kurzhaarigen F_1 -Heterozygoten mit kurzhaarigen P_1 -Homozygoten erhielt HURST 17 großgezogene Junge, die alle, entsprechend der theoretischen Erwartung, kurzhaarig waren.

Die kreuzungsanalytische Untersuchung der F_2 -Generation bestätigte vollauf die Herrschaft der Gesetze der alternativen Vererbung. Bei Inzucht der (rezessiven) F_2 -Angoras entstanden lauter F_3 -Angoras (41 Exemplare). Bei Kreuzung von F_2 -Angoras mit kurzhaarigen F_2 -Homozygoten ergaben sich lauter kurzhaarige F_3 -Heterozygoten. F_2 -Angoras, gekreuzt mit kurzhaarigen F_2 -Heterozygoten, zeugten 17 kurzhaarige und 11 Angorajunge (theoretische Erwartung 14:14) usw.

b) Normalzustand versus Albinismus.

Beide Zustände erweisen sich bei reiner Inzucht als konstant.

Der Normalzustand (C) dominiert über Albinismus (c). Beides sind Vererbungseinheiten, welche mit Bezug auf Dominanz, Spaltungsercheinungen und Autonomie (Gametenreinheit) den MENDELSchen Regeln reinlich gehorchen. Beispiele:

Kreuzungen von homozygotischen Normalen mit Albinos lieferten lauter Normale (94 Exempl.). Inzucht von normalen F_1 -Heterozygoten ergab in 21 Kreuzungen im ganzen 132 Normale und 39 Albinos (theoretische Erwartung $128\frac{1}{4} : 42\frac{3}{4}$).

9 Kreuzungen von normalen Heterozygoten (Cc) mit Albinos (c) ergaben 25 Normale und 29 Albinos (theoretische Erwartung $27 : 27$).

Inzucht der (resurgenten) F_2 -Albinos mit sonstigen Albinos ergab bei vier Paarungen entsprechend der theoretischen Erwartung lauter Albinos (21 Exemplare).

11 Kreuzungen von (resurgenten) F_2 -Albinos mit homozygotischen Normalen (worunter die Hälfte von F_2) ergaben, wie erwartet, lauter Normale (62 Exemplare).

8 Kreuzungen von (resurgenten) F_2 -Albinos mit heterozygotischen Normalen (Cc) ergaben 23 Normale und 24 Albinos (theoretische Erwartung $23,5 : 23,5$).

14 Kreuzungen von homozygotischen F_2 -Normalen (CC) mit Albinos (c) sowohl als auch mit heterozygotischen Normalen (Cc) ergaben, wie erwartet, ausschließlich Normale.

9 Kreuzungen von heterozygotischen F_2 -Normalen, zum Teil untereinander, zum Teil mit heterozygotischen F_1 -Normalen, ergaben von 55 Jungen 38 Normale und 17 Albinos (theoretische Erwartung $41\frac{1}{4} : 13\frac{3}{4}$).

17 Kreuzungen von heterozygotischen F_2 -Normalen mit Albinos ergaben 89 Junge, wovon 44 normal und 45 albinotisch (theoretische Erwartung $44,5 : 44,5$).

c) Haarfarbe.

Das wilde Kaninchen ist grau. Die graue Haarfarbe kommt, ähnlich wie bei anderen wilden Nagern, dadurch zustande, daß die einzelnen Haare gelb und schwarz gesprenkelt sind. In abnehmender Ausdehnung ist jedes Haar an der Basis zunächst schwarz, dann in der Mitte gelb und gegen die Spitze wieder schwarz. Sowohl die schwarzen als die gelben Bezirke der einzelnen Haare kommen an verschiedenen Körperstellen in verschiedenen Intensitätsstufen und Nuancen vor: lohgelb, rötlichgelb, zimtfarben, schwarzblau, schiefergrau, weißlichgrau usw. Mit dem schwarzen Pigment scheint immer ein kleiner Betrag von braunem vergesellschaftet zu sein.

Mehr oder minder regelmäßig zerstreut zwischen den gesprenkelten Haaren finden sich, besonders auf dem Rücken, den Lenden, den Ohren und dem Vorderkopf, einzelstehende lange schwarze Haare, welche dem Haarkleid jenes wellige („wavy“) Aussehen verleihen, das die englischen Züchter als „ticked“ bezeichnen. Sie sind mehr oder weniger braun schattiert, haben blauschwarze Wurzeln und treten gewöhnlich erst im Alter von zwei Monaten auf.

Die belgische Kaninchenrasse (Fig. 133, S. 618), die zu den Experimenten verwendet wurde, hat ein graugelbes Haarkleid. Es hat dieselben Pigmentierungselemente, wie das des wilden Kaninchens, aber an den gesprenkelten Haaren tritt gegen die Basis das Gelb mehr hervor und das Schwarz mehr zurück. An der Brust und den Seiten tritt Lohgelb in den

Vordergrund. Die einzeln zerstreuten, schwarzen, längeren Haare treten in geringerer Zahl auf.

Bei Inzucht bleibt auch die Pigmentierung des belgischen Rassenkaninchens (wie die des wilden) in allen Einzelheiten konstant.

Bei den Albinos fehlt in Haut, Haar und Augen jede Spur von Pigment.

Kreuzungen. Paart man grau gelbe Belgier (♂ oder ♀) mit Angoraalbinos (♀ oder ♂), so tritt ausnahmslos kreuzungsatavistisch das Grau des wilden Kaninchens in der F_1 -Nachkommenschaft auf.

Die Zahl der so erhalten ausschließlich grauen Nachkommen betrug 70. Immerhin befand sich unter den 16 grauen Nachkommen aus der Kreuzung Albino ♀ \times Belgier ♂ ein Individuum, das etwas mehr Gelb auf der Brust und den Seiten hatte als die anderen. Nach der zweiten Mauserung wurde aber sein Kleid fast ebenso wildgrau, wie das seiner Geschwister.

Bei der Inzucht der offenbar heterozygotisch grauen F_1 -Hybriden entstanden in der F_2 -Generation mit einer Ausnahme einerseits graue, andererseits schwarze Individuen in der MENDELSchen Proportion von 3:1.

17 Kreuzungen ergaben zusammen 110 Junge, davon 85 graue und 25 schwarze (theoretische Erwartung 82,5:27,5). Grau ist also dominant über Schwarz, und der schwarze Bestandteil des grauen Haarkleides läßt sich als rezessives Rassenmerkmal eines einfarbigen Haarkleides isolieren.

Einige wenige Individuen der grauen F_2 -Generation zeigten immerhin eine Spur mehr Gelb und eine Spur weniger Schwarz, als das wildgrauere Geschwister. Das gelbgraue Haarkleid des großelterlichen Belgiers ist aber bei keinem einzigen Enkel wieder aufgetaucht, und die F_2 -Schwarzen zeigen keine Spur des gelben Bestandteils der grauen Farbe des belgischen Großeltern. Wohl aber scheinen die schwarzen Haare mit Braun imprägniert.

Die Farbe der schwarzen Nestlinge war Pechschwarz, Kohlschwarz („jet-black“), aber es traten, wie bei anderen schwarzen Kaninchen, nach der ersten Mauserung vereinzelte weiße Haare auf, besonders auf dem Rücken und den Lenden. Diese schienen mit jedem Haarwechsel an Zahl zuzunehmen und zurzeit der Niederschrift des Manuskripts beobachtete HURST bei einigen Exemplaren schon eine so ansehnliche Entwicklung dieser weißen Haare, daß die betreffenden Exemplare fast das Aussehen der „grauen Silberkaninchen“ der Züchter („Chinchilla“ DARWINS) bekamen.

Zwei Rückkreuzungen von F_1 -Hybriden mit P_1 -Albinos ergaben ebenfalls sowohl graue als schwarze Junge, in dem einen Falle 6 graue und 3 schwarze, in dem anderen 5 graue und 1 schwarzes.

Die resurgenten (rezessiven) Schwarzen der zweiten Generation erwiesen sich bei Inzucht als rein, sie lieferten ausschließlich schwarze Junge.

Eines derselben wurde mit einem homozygotischen grauen Kaninchen gekreuzt und zeugte 7 graue Junge. Dasselbe gepaart mit einem heterozygotischen, grauen Kaninchen lieferte 2 graue und 5 schwarze.

Die hybriden grauen Kaninchen der zweiten Generation untereinander gekreuzt ergaben in 10 Kreuzungen 48 Junge, wovon 38 grau und 10 schwarz (theoretische Erwartung 36:12).

In keinem einzigen Falle bei diesen Zuchtversuchen ist der gelbgraue Charakter der belgischen Ausgangsform in der Nachkommenschaft wieder aufgetreten. Alle grauen Nachkommen ohne Ausnahme waren wildgrau.

Das Auftreten des schwarzen Haarkleides in der F_2 -Generation aus der P_1 -Kreuzung der Belgier und Albinos ist uns nach dem, was wir bei anderen Nagern über diese Erscheinung erfahren haben, verständlich. Wir wollen immerhin, weil uns dies instruktiv erscheint, die Überlegungen resumieren, die HURST anstellte.

In der Aszendenz der Individuen der beiden P_1 -Ausgangsrassen kam mindestens acht Generationen, und wahrscheinlich mehr, zurück kein schwarzer Typus vor. Da Schwarz wie ein mendelnder, rezessiver Faktor in der F_2 -Generation auftrat, ist die Annahme unvermeidlich, daß dieser Faktor latent schon in der P_1 -Generation vorhanden war, entweder bei dem Belgier oder bei dem Angoraalbino oder bei beiden Stammeltern. Daß das letztere nicht der Fall sein kann, ist evident; denn sonst hätte Schwarz in der F_1 -Generation auftreten müssen. Daß der Faktor nicht bei den Belgiern lag, ist ebenso evident, denn sonst hätte Schwarz bei den Kreuzungen der Belgier mit schwarzen Kaninchen oder der Belgier untereinander auftreten müssen, was nie der Fall war. Bleibt nur die scheinbar so paradoxe Annahme, daß die P_1 -Angoraalbinos den schwarzen Faktor latent enthielten.

d) Latenz von Pigmentgenen in reingezüchteten Albinos.

Die Schwierigkeit ist aber die, daß Albinos bei Inzucht wieder lauter Albinos liefern. Diese Schwierigkeit wird durch die CUÉNOTSche Annahme — die bis jetzt durch alle die zahlreichen, darauf gerichteten Untersuchungen bestätigt worden ist — beseitigt, daß die Albinos ein rezessives Gen c homozygotisch enthalten, welches das Auftreten der Pigmentierung verhindert, das aber bei Kreuzungen mit pigmentierten Rassen durch ein dominantes Pigmentierungsgen, das Chromogen C , überwunden wird.

HURST hat auch hierüber bei Kaninchen züchterische Untersuchungen angestellt, die alle im bestätigenden Sinne ausfielen.

Kreuzung der zwei Ausgangsalbinos P_1 mit den rezessiven und resurgenten schwarzen Kaninchen der F_2 -Generation. Bei der Kreuzung des einen Ausgangsalbinos (No. 2 ♂) mit vier schwarzen F_2 -Weibchen traten 16 schwarze Junge auf. Kreuzung des anderen Ausgangsalbinos (No. 3 ♀) mit einem schwarzen F_2 -Männchen ergab 11 Junge, wovon 5 schwarz, 6 grau. Dieses Resultat läßt sich nur so deuten, daß der Albinobock No. 2 mit Bezug auf das latente Schwarz homozygotisch war, während das Albinoweibchen No. 3 neben dem latenten, rezessiven, schwarzen Faktor den latenten, dominanten, grauen Faktor enthielt, also mit Bezug auf diese Farbengene heterozygotisch war.

Zur Prüfung dieser Deutung wurde der Albinobock No. 2 mit fünf grauen Heterozygoten gekreuzt. (Kreuzungsformel $cM \times CMY M$, theoretische Erwartung für die Jungen $\frac{1}{2} CcM$ und $\frac{1}{2} CcMy$). Diesen Paarungen entsprossen entsprechend der Erwartung nur pigmentierte Junge, und zwar 38, wovon 21 grau und 17 schwarz (theoretische Erwartung 19 : 19). Andererseits wurde das P_1 -Albinoweibchen No. 3 (mutmaßliche Differentialformel $cMy M$) gekreuzt mit zwei grauen Heterozygoten $CMY M$. HURST erhielt 7 gefärbte Junge, von denen 5 grau und 2 schwarz waren (theoretische Erwartung: lauter pigmentierte, und zwar graue und schwarze im Verhältnis von 3 : 1).

Um zu prüfen, ob die in den Albinos enthaltenen, unsichtbaren Pigmentgene bei Kreuzungen doch „im Geheimen“ den Regeln der alternativen Vererbung gehorchen (rein auf verschiedene Gameten verteilt werden), stellte HURST folgende Versuche an, die, wie erwartet, im bejahenden Sinne ausfielen.

Das Angoraalbinoweibchen No. 3 (Differentialformel $cMyM$) wurde gepaart mit dem Angoraalbinobock No. 2 (Differentialformel cM). Der theoretischen Erwartung nach müssen wiederum zwei im Geheimen verschiedenartige Gruppen von Albinos entstehen, nämlich $cMyM$ und cM , in gleicher Zahl. HURST erhielt 14 Junge. Zwei von diesen ergaben gekreuzt mit schwarzen in der Tat verschiedene Reaktionen. Die eine Kreuzung (offenbar $cMyM \times CM$) ergab 5 schwarze und 1 graues. Das andere Exemplar ergab bei der Kreuzung mit Schwarz nur 3 schwarze (wahrscheinlich $cM \times CM$).

Dieses zweite Exemplar, gepaart mit einem heterozygotisch grauen ($cM \times CMyM$), ergab sechs schwarze und ein graues. Die Zahlen sind sehr klein, aber sie stimmen mit der Erwartung, daß der eine Albino die Gene für Schwarz und Grau, der andere bloß das Melanogen enthielt.

HURST hat noch eine ganze Reihe von Versuchen mit resurgenten („extracted“) Albinos mit latenten Pigmentgenen angestellt, welche alle bestätigen, daß die Pigmentgene, ob sie latent in Albinos vorkommen oder augenfällig in farbigen Tieren, ganz übereinstimmend den Regeln der alternativen Vererbung folgen. Von den Resultaten seien nur folgende erwähnt:

Zehn Kreuzungen von resurgenten Albinos (mit dem latenten Gen für Schwarz, cM) mit schwarzen Kaninchen (CM) ergaben 34 Junge, alle wie erwartet schwarz (CcM). 12 Kreuzungen von resurgenten Albinos (mutmaßlich mit den latenten Genen für Schwarz sowohl als Grau, also Differentialformel $cMyM$), gekreuzt mit schwarzen Tieren (CM), ergaben, genau entsprechend der theoretischen Erwartung, im ganzen 32 graue und 32 schwarze Junge.

14 Kreuzungen von resurgenten Albinos (mutmaßlich bloß mit dem latenten Gen für Schwarz cM), gepaart mit heterozygotischen grauen Kaninchen ($CMyM$), ergaben 25 graue und 28 schwarze. Theoretische Erwartung 26,5 : 26,5.

Warum der gelbgraue Charakter der belgischen Ausgangsform bei Kreuzungen mit Albinos in der F_2 - und F_3 -Nachkommenschaft zugunsten der wildgrauen Farbe total verschwindet, hat HURST nicht zu ermitteln vermocht.

e) Einfarbigkeit und Scheckzeichnung.

Das wichtige Hauptresultat der HURSTSchen Untersuchungen ist folgendes. Soweit die Experimente reichen, verhalten sich Einfarbigkeit und Holländerzeichnung bei den Kaninchen, einander gegenübergestellt, nicht nach den reinen Dominanzregeln. Bei Kreuzung von Einfarbigem mit Holländern (Fig. 135; Beschreibung S. 626) entstehen in der F_1 -Generation verschiedene intermediäre Fleckzeichnungen in allen Übergängen. Die F_2 -Generation hingegen zeigt die typische Spaltung in einfarbige Homozygoten (Resurgenten), intermediäre, heterozygotische Schecke und homozygotische Holländer (Resurgenten) in den MENDELSchen Proportionen 1 : 2 : 1 (vergleiche den *Mirabilis*-typus S. 40). Die einfarbigen und die Holländerresurgenten erwiesen sich, soweit die Experimente reichen, als konstant, während die heterozygotischen, inter-

mediären, pleiotypischen Schecke bei Inzucht wieder in die drei Gruppen spalten: einfarbige, reinrassige Resurgenten, intermediäre Scheckhybride und resurgente, reinrassige Holländer.

Aus den experimentellen Grundlagen dieses Hauptresultates, die selbst wieder viel Interesse bieten, heben wir folgendes hervor.

Die Ausgangsformen aller Kaninchenversuche waren ein Paar reinrassiger Belgier (No. 1 ♀ und No. 4 ♂) und ein Paar reinrassiger Angoraalbinos (No. 2 ♂ und No. 3 ♀).

Bei Kreuzungen reagierten die Belgier auf die zwei Albinos verschieden. Es entstanden so in der Deszendenz zwei verschiedene Linien.

Der Albinobock No. 2 wurde zum Stammvater der einfarbigen Linie. Das Albinoweibchen No. 3 wurde zur Stammutter der Schecklinie.

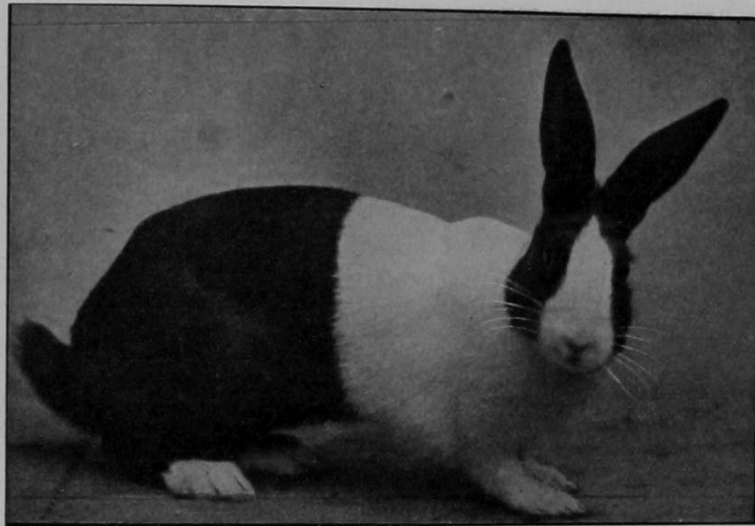


Fig. 135.

Holländer Kaninchen, schwarz-weiß. Cliché von Dr. F. POPPE, Leipzig.

f) Die einfarbige Linie.

Der Albinobock No. 2 zeugte mit dem Belgierweibchen No. 1 26 wildgraue Junge ohne irgendwelche weiße Flecken. (Der weißliche Bauch kommt hier nicht in Betracht.)

Drei von diesen wildgrauen Heterozygoten ergaben untereinander und mit reinrassigen Einfarbigem gekreuzt 37 F_2 -Junge, von denen 35 einfarbig waren, während zwei Exemplare einige weiße Haare am Ende der rechten Pfote aufwiesen. Fünf einfarbige Exemplare dieser F_2 -Generation zeugten untereinander und mit zwei Einfarbigem reiner Rasse gepaart lauter einfarbige, im ganzen 25 Exemplare.

In der einfarbigen Linie erwies sich also die Einfarbigkeit drei Generationen hindurch als ein konstanter Charakter.

g) Die Schecklinie.

Stammeltern dieser Linie sind das Albinoweibchen No. 3 und der einfarbig gelbgraue Belgierbock No. 4.

Ihre Kreuzung lieferte in der F_1 -Generation 16 Junge, von denen nur eins streng einfarbig war, während die übrigen 15 mehr oder weniger deutliche weiße Bestandteile an den Vorderfüßen, Schultern, der Brust, der Nase und dem Vorderkopf aufwiesen. Die Variabilität war jedoch nicht regellos, vielmehr ganz deutlich in der Richtung des charakteristischen holländischen Zeichnungsmusters entwickelt. Bei letzterem sind Vorderrumpf, Vorderbeine und Hals weiß und bilden einen gegen den farbigen Hinterkörper in einer ringförmigen Linie scharf abgegrenzten Gürtel (Fig. 135, S. 625). Hinterpfoten weiß, Schläfen, Augengegend und Ohren oben zusammenstoßend gefärbt. Vorderkopf ringsherum weiß, unten mit dem Weiß der Brust zusammenhängend. Wo die weißen Bestandteile am wenigsten ausgebildet sind, zeigen sie sich entweder am Ende einer Vorderpfote oder am vorderen Ende der Nase. Von da geschieht die progressive Invasion von Weiß in der Richtung gegen die Holländerzeichnung so, daß es sich auf die ganzen Vorderbeine, die Schultern und die Brust ausdehnt und von der Nasenspitze aus sich auf den ganzen präorbitalen Kopfabschnitt ausdehnt und unter dem Kopf die weiße Brust erreicht. Man kann in dieser Reihe das einzige einfarbige Tier α als das eine Extrem bezeichnen, während sich das andere Extrem β dem Holländertypus ziemlich beträchtlich annäherte.

Vier Individuen dieser F_1 -Generation, darunter die beiden Extreme α und β , erzeugten, miteinander in 12 Kreuzungen gepaart, im ganzen 67 Junge der F_2 -Generation. Von diesen waren 16 einfarbig, 34 waren leicht scheckig wie ihre Eltern und 17 zeigten das typische Bild des Holländerkaninchens. Bei jeder Kreuzung kamen Individuen aller drei Sorten zustande. Bemerkenswert ist, daß die Kreuzungen mit dem extremen Individuum α (dem einzigen einfarbigen F_1 -Repräsentanten) mehr als die Durchschnittszahl einfarbiger und Holländer ergaben, während das andere Extrem, Individuum β , weniger als die Durchschnittszahl Holländer erzeugte.

Drei einfarbige Resurgenten der F_2 -Generation untereinander und mit einem reinen einfarbigen Biotypus gekreuzt, ergaben im ganzen 15 Junge, worunter 14 voll einfarbige und ein Exemplar, welches einen kleinen weißen Flecken am Ende der linken Pfote aufwies.

Vier holländische Resurgenten der F_2 -Generation ergaben bis zum Abschluß des Manuskripts bei Inzucht zehn Junge der F_3 -Generation, lauter Holländer.

Drei der leichteren Schecke untereinander und mit anderen heterozygotischen Schecken gepaart, lieferten im ganzen 17 Junge, nämlich drei einfarbige, 12 Schecke und zwei echte Holländer.

Das Auftauchen der Holländerzeichnung in der F_2 -Generation der Schecklinie ist gewiß eine interessante Erscheinung, und dies um so mehr, als in der Aszendenz der Stammeltern (einfarbiger Belgier No. 4, Angoraalbino No. 3) sicher mindestens acht Generationen, wahrscheinlich mehr, zurück, keine Holländer vorgekommen waren. Für die Beurteilung dieses plötzlichen Auftauchens des Holländertypus, der sich in der Folge als konstant erwies, ist die Tatsache von primärer Bedeutung, daß die Holländer bei ihrem Auftreten in der F_2 -Generation im Zahlenverhältnis von 1 : 3 zu den übrigen Generationsgenossen auftraten. Dieses MENDELsche Zahlenverhältnis scheint, nach HURST, die Annahme zu rechtfertigen, daß die albinotische Angora-Stammutter No. 3, wohl infolge Mutation, Gameten mit

dem Holländergen erzeugte, welche bei der Verbindung mit den reinen „einfarbig“ Gameten des einfarbig, belgischen Stammvaters No. 4 die geringfügige variable Scheckzeichnung der F_1 -Generation hervorbrachten. Bei der Gametogenesis dieser intermediären Heterozygotengeneration erfolgte dann wieder typische MENDELSche Spaltung der Gene, so daß sich Gameten mit dem Gen für Einfarbigkeit und Gameten mit dem Gen der Holländerzeichnung bildeten und bei der Befruchtung ungefähr ein Viertel Einfarbige, ein Viertel Holländer und zwei Viertel intermediäre, heterozygotische Schecke entstanden. Die Annahme des Auftretens der Holländerzeichnung als einer mendelnden Mutation erscheint demnach HURST viel wahrscheinlicher als die Annahme, daß es sich um partiellen Albinismus handelt, hervorgerufen durch unvollständige Spaltung, durch Infektion der Gene.

Um die Richtigkeit seiner Hypothese zu prüfen, kreuzte HURST ein homozygotisches einfarbiges Weibchen mit einem homozygotischen Holländerbock und erhielt fünf spärlich gefleckte Schecke, jenen der F_1 -Generation aus den Stammelementen Albino No. 3 \times einfarbiger Belgier No. 4 entsprechend. Ferner kreuzte HURST das Albinoweibchen No. 3 selbst wieder mit obigem homozygotischem Holländerbock und erhielt 11 Junge, alle mit der typischen Holländerzeichnung. Damit schien bewiesen, daß dieses Albinoweibchen in der Tat Gameten bildete, welche ausschließlich das Gen der Holländerzeichnung führten. Der andere stammelterliche Albino, Bock No. 2, aus dessen Kreuzung mit dem Belgierweibchen die einfarbige Linie den Ursprung nahm, wurde mit einem homozygotischen Holländerweibchen gepaart und zeugte fünf spärlich gescheckte Junge (kein einziges mit der Holländerzeichnung). Wenn so der Nachweis erbracht ist, daß reingezüchtete Albinos das Gen für Einfarbigkeit und das Gen für Holländerzeichnung latent enthalten können, so ergaben Kreuzungsexperimente, daß auch solche Albinos, welche durch Inzucht von farbigen Heterozygoten neu in die Erscheinung treten, diese Gene führen können.

Verglichen mit ähnlichen Erscheinungen bei anderen Nagern, fällt auf, daß die Holländerzeichnung bei den Kaninchen mendelndes Merkmal einer reinen Rasse sein kann, während es MACCURDY und CASTLE bei den Meerschweinchen nicht gelang, diese Zeichnung erblich zu fixieren. Während ferner bei den Mäusen, nach CUÉNOT, die Einfarbigkeit schlankweg über Scheckigkeit oder Fleckzeichnung („Panachure“) dominiert, so ist bei den Kaninchen die Holländerzeichnung weder rein dominant noch rein rezessiv gegenüber der Einfarbigkeit, sondern beide erscheinen äquipotent, wobei ihre Bastardierung variable Zwischenformen (Pleiotypie) ergibt.

Wie im vorstehenden eingehend dargelegt worden ist, hat HURST bei mannigfaltiger Weiterzucht der Sprößlinge aus der Kreuzung reiner Belgier mit reinen Angoraalbinos das Vorhandensein von vier Paaren vererbungseinheitlicher Merkmale nachgewiesen: 1. Kurzes Haar $>$ versus Angorahaar, 2. Normalzustand $>$ versus Albinismus, 3. graues Haar $>$ versus schwarzes Haar, 4. Einfarbigkeit $>$ versus $<$ Holländerzeichnung. Die Gene dieser Merkmale oder Merkmalsgruppen sind vollständig unabhängig voneinander und frei kombinierbar, und die Albinos können alle Färbungs- und Zeichnungsmerkmale kryptomer (latent) enthalten,

so daß die zu Anfang dieses Abschnittes erwähnte „Variationsepidemie“ in der F_2 -Generation der beiden Stammformen (belgische Riesenkaninchen, Angoraalbinos) ohne weiteres verständlich erscheint:

Im Jahre 1906 teilte **Hurst** in einer kurzen Notiz mit, daß die Einfarbigkeit über die Himalaya- (Russen-) Zeichnung dominiert. (Vergl. Fig. 136, S. 638.)

In der von ihm 1906 veröffentlichten Zusammenstellung von mendelnden Merkmalen bei Pflanzen und Tieren betrachtet **Hurst** das erbliche Verhalten dieser Merkmale auch vom Standpunkte der „Presence and Absence Theory“ aus. Er zählt die beim Kaninchen nachgewiesenen Erbfaktoren auf, die sich auf die Farbe, Zeichnung und Länge des Haarkleides beziehen. Was die Farbe und Länge der Haare betrifft, so bringt die Mitteilung nichts Neues. Dagegen ist es angezeigt, seine Zusammenstellung der Zeichnungsfaktoren mitzuteilen. **HURST** kennt acht Paare, nämlich:

Himalayaweiß und Hellweiß,
Schildpattgelb und Hellgelb,
Einfarbig und Himalayaweiß,
Englische Zeichnung und Einfarbigkeit,
Lohgelbe Zeichnung und Einfarbigkeit,
Holländerzeichnung und Einfarbigkeit,
Engländerzeichnung und Holländerzeichnung,
Volle Farbe und Silberfarbe („silvered“).

Man kann die Zeichnungsverhältnisse in allen Fällen als das Vorhandensein oder das Fehlen der Farbe an gewissen Körperstellen auffassen, wobei das Vorhandensein der Farbe über das Fehlen dominiert, mit Ausnahme der lohgelben und der englischen Zeichnung, wo das Vorhandensein rezessiv zu sein scheint („is apparently recessive“).

Im gleichen Jahre (1905) in welchem **HURST** die Untersuchungen veröffentlichte, über die im vorstehenden ausführlich berichtet worden ist, begann **W. E. Castle** mit der Publikation von Untersuchungen über die Erbliehkeitsverhältnisse von Farbenvarietäten beim Kaninchen. Diesem ersten Bericht folgte 1907 ein zweiter und sodann im Jahre 1909 in Verbindung mit **Walter, Mullenix** und **Cobb** eine ausführliche Übersicht über die Ergebnisse und eine Zusammenfassung der Resultate der ausgedehnten Zuchtexperimente. Es wäre interessant und lehrreich, den sukzessiven Fortschritten in der Enträtselung der Fragenkomplexe im einzelnen zu folgen. Wir müssen uns mit einem ausführlichen Referat über die neueste zusammenfassende Arbeit begnügen und aus der Mitteilung vom Jahre 1905 nur hervorheben, daß auch **CASTLE**, wie **HURST**, konstatierte, daß bei Kreuzung von Angoras mit kurzhaarigen Kaninchenrassen, Langhaarigkeit vollkommen rezessiv ist, und daß die beiden Merkmale vollständig den reinen **MENDELSCHEN** Gesetzen gehorchen. Mit Bezug auf die Haarlänge intermediäre Formen (wie bei Meerschweinchen) konnte er nie in seinem Zuchtmaterial nachweisen. Doch entging seinem, mit Bezug auf solche Dinge besonders geschärften Auge nicht, was auch **HURST** beobachtet hatte, daß der Pelz bei einem oder

zwei kurzhaarigen Heterozygoten etwas weicher war, als bei dem homozygotisch kurzhaarigen Elter.

Und nun die Farbenvarietäten der Kaninchen.

CASTLE hat gegen 20 solcher züchtungsanalytisch untersucht. Er glaubt indessen, daß, z. B. in Europa, noch ihm unbekannte weitere Varietäten gezüchtet werden. So hat er von einer braunen Spielart gehört.

Um gleich das oberste Resultat vorwegzunehmen, gelangt CASTLE auch für das Kaninchen zu der Auffassung, daß das Wildgrau, die Stammfärbung der Kaninchen, auf dem Zusammenwirken von acht selbständigen Faktoren (Genen) beruht und daß alle anderen Färbungstypen oder Nuancen von der Abschwächung oder dem völligen Schwunde eines oder mehrerer dieser Faktoren herrühren. Die Bildung der zahlreichen Farbenvarietäten ist und war ein ausschließlich analytischer, retrogressiver Vorgang, eine Abbauerscheinung. Synthetisch läßt sich aus den Elementen wieder das vollständige, komplexe, ursprüngliche Wildgrau aufbauen.

Die acht CASTLESchen Faktoren oder Gene sind folgende:

1. Ein Chromogen, Symbol *C*, jener Faktor, den zuerst CUÉNOT in glücklicher Weise zur Erklärung der Erscheinung eingeführt hat, daß Albinomäuse verschiedene Farben latent enthalten und auf die Nachkommen vererben können. Das Chromogen allein ermöglicht keine Pigmententwicklung. Erst durch Einwirkung von Stoffen, deren Bildung durch spezielle Gene bedingt wird, auf die chromogene Substanz entstehen die verschiedenen Pigmente: Gelb, Braun, Schwarz. Das Fehlen des Chromogens *C*, das sich zu dem Vorkommen desselben wie ein antagonistisches MENDELSches Allelomorph verhält, können wir durch das Symbol *c* andeuten.

2. Ein Luteogen (*luteus*, lat. gelb), Symbol *L* (bei CASTLE selbst *Y* = yellow), ein Gen, welches zusammen mit dem Chromogen *C* hypostatische gelbe Farbe erzeugt: *l* = Fehlen dieses Gens. (Das Luteogen ist nicht mit dem epistatischen, stets heterozygotisch vorkommenden Xanthogen *X* der Mäuse zu verwechseln. A. L.)

3. Ein Phaiogen *Ph* (bei CASTLE *Br* = brown); es ist ein Gen, welches zusammen mit *C* (und *L*) braune Farbe hervorruft. *ph* = Fehlen dieses Gens.

4. Ein Melanogen *M* (bei CASTLE *B* = black); es ist ein Gen, welches zusammen mit *C* (und *L* und *Ph*) schwarze Farbe erzeugt. — *m* = Fehlen dieses Gens.

In einigem Gegensatz zu CASTLE wollen wir hier die „Presence and Absence Hypothesis“ möglichst streng durchführen. CASTLE betrachtet z. B. das Phaiogen und das Melanogen als antagonistische Faktoren, wobei das Melanogen der dominante, das Phaiogen der rezessive ist. Wir betrachten im folgenden diese beiden Gene, wie auch das Luteogen als koordiniert, als positive Gene, die einander immerhin epi- resp. hypostatisch über- resp. untergeordnet sind und denen als Allelomorpha ihr Fehlen gegenübersteht.

5. Ein Pycnogen *P*, Verdichtungsfaktor (bei CASTLE *I*, „intensity factor“), welcher bewirkt, daß das Pigment sich sehr stark und dicht entwickelt: es bildet sich ein lebhaftes Gelb, ein tiefes Schwarz usw. — *p* = Fehlen dieses Gens (bei CASTLE *D* „dilution factor“). Fehlt der Verdichtungs-faktor, so tritt das Pigment in verdünnter oder zerstreuter Form auf und es ent-steht Blau anstatt Schwarz, Creme oder Sahnegelb anstatt lebhaft Gelb. *P* ist, wie das Experiment zeigt, ein von *C* un-abhängiges, selbständiges Gen.

6. Ein Myochrogen *My* (bei CASTLE *A* = agouti-factor oder pattern-factor für jedes einzelne Haar). Dieses Gen bewirkt, daß das schwarze oder braune Pigment sich an jedem einzelnen Haarnur in bestimmten Zonen entwickelt und andere, an denen das Gelb zutage tritt, frei läßt. Dadurch entsteht das mäusegraue oder wild-graue Haarkleid. Das Myochrogen bewirkt außerdem noch das vollständige Fehlen des Pigmentes an der Unter-seite des Rumpfes und Schwanzes, so daß sie weiß wird. Das (allelomorphe) Fehlen dieses Gens wollen wir mit dem Symbol *my* bezeichnen. CUÉNOT unterschied einen besonderen Faktor *G* für graue Haarfarbe.

7. Ein Homochromogen *H* (bei CASTLE *U*, „uniformity factor“) bewirkt, daß das Pigment gleichmäßig und überall am ganzen Körper auftritt; es entsteht ein einfarbiger Zustand. Fehlt dieses Gen, Sym-bol *h*, so tritt eine Scheckzeichnung derart auf, daß an bestimmten Flecken, Strecken und Zonen, die dann weiß erschei-nen, sich kein Pigment bildet. CASTLE bezeichnet diesen zu seinem *U* antagonistischen Faktor als *S*, „factor for spotting with white“. Es ist CUÉNOTS Faktor für Panachierung, welche gegenüber der Einfarbigkeit rezessiv ist.

8. Ein Extensionsgen *E*, welches bloß auf Braun und Schwarz, nicht aber auf Gelb einwirkt. Wo dieses Gen fehlt (Symbol *e*, bei CASTLE *R* „factor for restricted distribution“), fehlt das braune oder schwarze Pigment überall mit Aus-nahme der Augen und der Extremitäten. Es tritt dann am ganzen Haarkleid die gelbe Farbe als hauptsäch-liches oder ausschließliches Pigment zutage. Das Gen *E* kommt in verschiedenen Modalitäten vor, welche einem verschiedenen Grade oder Maße der Ausdehnung von Braun oder Schwarz auf dem Körper entsprechen und als *E*¹, *E*², *E*³ usw. bezeichnet werden können. Der mit Bezug auf die Ausbrei-tung des Pigmentes höhere Faktor ist dann immer den niedrigeren übergeordnet. Haben wir es mit einer niedrigen Modalität von *E* zu tun, beispielsweise *E*⁴, so finden sich am Pelze zahlreiche kleine braune oder schwarze Flecken auf gelbem Untergrunde; ist dagegen eine höhere Modalität vorhanden, z. B. *E*¹, so tritt das braune oder schwarze Pigment in ausgedehnten Zonen, sogenannten „Platten“, auf.

Beziehungen zwischen den Genen *E* und *H*. Diese wer-den von CASTLE in folgender Weise näher erläutert. Wenn *E* und *H* zugleich vor-

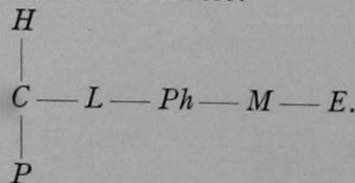
kommen, ist das Tier selbstverständlich einfarbig schwarz oder braun (bei Fehlen von My). Wenn H durch h ersetzt ist, so ist das Tier schwarz oder braun mit weißen Flecken oder Zonen. Ist E durch E^1 oder E^2 oder E^3 ersetzt, zugleich aber H vorhanden, so bildet das Schwarz oder das Grau zunehmend größere Flecken oder Platten auf dem zutage tretenden gelben Untergrunde. Weiß fehlt dann ganz. Fehlt das H , wobei das negative Gen h an seine Stelle tritt, und fehlt zugleich auch das E , wobei es beispielsweise durch E^1 oder E^2 ersetzt ist, so wird das Tier dreifarbig: auf weißem Grunde (Wirkung von h) treten gelbe und dazu noch entweder schwarze oder braune Platten auf. Niemals kommen schwarze oder braune Flecken gleichzeitig vor, eine vierfarbige Form kommt nie zur Ausbildung. Der Grund dafür ist, unter der Voraussetzung, daß die vorstehende Auffassung über die genotypische Zusammensetzung der Farbenvarietäten richtig ist, vollständig einleuchtend. Das Gen E oder E^1 oder E^2 usw. oder seine Allelomorpha e , e^1 usw. wirken in gleicher Weise auf die Faktoren Braun und Schwarz ein, so daß die Ausdehnungsbezirke beider Pigmente sich vollkommen decken. Da aber Schwarz epistatisch Braun vollkommen verdeckt, so wird die braune Farbe bei Vorhandensein des Melanogens M nirgends sichtbar.

Im scheinbaren Widerspruch zu dieser Auffassung stehen die schwarz- und lohfarbenen Hunde („black-and-tan dogs“). Nach CASTLE ist aber die Lohfarbe kein Braun, sondern eine Art Gelb. Der „black-and-tan dog“ ist nicht ein gescheckter Hund, sondern ein schwarzer, dessen Melanogen in ähnlicher Weise in seiner Wirkung modifiziert wird, wie dies bei den wildgrauen Kaninchen, Meerschweinchen usw. durch den Sprenkelungsfaktor My geschieht. Durch die Wirkung des modifizierenden Gens wird Schwarz an der Unterseite des Körpers unterdrückt und auch an einer Stelle über jedem Auge, so daß das hypostatische Gelb zutage tritt. Daß diese Deutung richtig ist, geht auch aus dem Umstande hervor, daß es auch „brown-and-tan dogs“ gibt. Ihre Richtigkeit könnte durch folgendes Kreuzungsexperiment bewiesen werden. Man müßte einen „brown-and-tan“ Hund kreuzen mit einem einfarbig schwarzen; die F_1 -Generation müßte dann uniform „black-and-tan“ ausfallen und in der F_2 -Generation müßten die vier Phänotypen black-and-tan, brown-and-tan, einfarbig schwarz und einfarbig braun auftreten, im Zahlenverhältnis von 9:3:3:1.

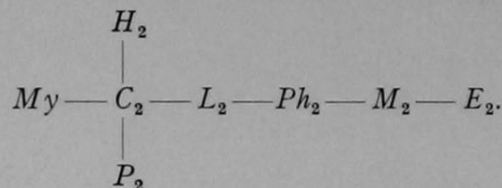
CASTLE erörtert kurz die Frage nach der besten Form der symbolischen Formeln (vergl. S. 485 ff.), welche in prägnantester Weise die genotypische Beschaffenheit der verschiedenen Farbenvarietäten zu charakterisieren geeignet sind. Seine Vorschläge haben sehr viel Beachtenswertes, obschon sie sich zweifellos noch rationeller gestalten lassen. Er glaubt, und man wird ihm in dieser Beziehung gern zustimmen, daß Formeln oder Diagramme, wie sie in der organischen Chemie verwendet werden, sehr gute Dienste leisten können. Das reinrassige, graue, wilde Kaninchen, welches alle acht oben diskutierten positiven Färbungsgene besitzt, würde dann Gameten erzeugen, für welche die folgende Formel Gültigkeit hätte:

CASTLE fährt dann fort: „Nun kommt es vor, daß zwei Gameten von etwas ungleicher Konstitution sich vereinigen, daß in der einen beispielsweise Faktoren fehlen, die in der anderen vorhanden sind. So entsteht eine Heterozygote, in deren Formel gewisse Symbole doppelt (homozygotisch) vorkommen können, andere aber nur in der Einzahl. Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung aber, bei der Gametenbildung, wird bekanntlich der einfache Zustand wiederhergestellt, so daß zwar alle Gameten eines Individuums jene Faktoren enthalten, die in der Zygote, aus welcher das Individuum hervorging, doppelt vorhanden waren, aber nur die Hälfte der Gameten enthalten die Faktoren, die in der Zygote nur einfach vorhanden waren. Bei der anderen Hälfte aber fehlen sie oder sind durch ihre antagonistischen Allelomorpha ersetzt.“

So läßt CASTLE in der Formel für eine reine schwarze Gamete einfach das Symbol *My* weg, so daß die Formel lautet:



Verbindet sich eine solche schwarze Gamete mit einer grauen Gamete, so entsteht eine Heterozygote, für welche CASTLE folgende Formel schreiben würde:



Das aus einer solchen Heterozygote hervorgehende Individuum würde bei Eintritt der Geschlechtsreife zwei verschiedene Sorten von Gameten in gleicher Zahl bilden. Die eine Hälfte der Gameten nämlich würde das Gen *My* enthalten, bei der anderen würde es fehlen.

In anderen Fällen verläßt CASTLE die „Presence and Absence“-Methode ganz und stellt einem Faktor, zum Beispiel *E*, einen antagonistischen Faktor (Factor for Restriction) gegenüber, für den er einen verschiedenen Buchstaben, und zwar einen großen Buchstaben, einführt, in diesem Falle *R*.

Bei einer Heterozygote können also in der Formel die Symbole *E* und *R* nebeneinander vorkommen, ohne daß leicht ersichtlich ist, daß sie als Antagonisten zusammengehören und welches die Dominanzverhältnisse sind.

Durch die inkonsequente Durchführung der Methode der positiven und negativen Gene, und dadurch, daß er beim Fehlen eines Gens das Symbol desselben einfach ausläßt, werden die CASTLESchen Formeln unübersichtlich. Seine Schreibweise wird wohl kaum Anklang finden.

Wir werden fortfahren, das Fehlen eines Gens mit demselben, aber kleinen Buchstaben zu bezeichnen, mit dem wir das Gen selbst bezeichnen und wollen die Methode der positiven und negativen Gene so konsequent wie möglich durch-

führen. Beispielsweise setzen wir dem Gen E , welches die Ausbreitung des schwarzen oder braunen Pigmentes beherrscht, das Fehlen dieses Gens mit e gegenüber. Dieses e spielt die Rolle des CASTLESchen Restriction-factors R . Die Formel wird aber so gelesen, daß beim Vorkommen von e , d. h. beim Fehlen von E , das braune oder schwarze Pigment sich auf die Augen und die Haut der Extremitäten beschränkt.

Anstatt der CASTLESchen Formel für die Gameten eines gelben homozygotischen Kaninchens, in dem das schwarze Pigment auf die Augen und die Haut der Extremitäten beschränkt ist, und welche lauten würde:

$$\begin{array}{c} H \\ | \\ C — L — Ph — M — R, \\ | \\ P \end{array}$$

werden wir schreiben:

$$\begin{array}{c} H \\ | \\ my — C — L — Ph — M — e. \\ | \\ P \end{array}$$

Lassen wir eine solche Gamete sich paaren mit der Gamete eines reinrassigen, einfarbig grauen Kaninchens mit weißer Unterseite, von der Formel:

$$\begin{array}{c} H \\ | \\ My — C — L — Ph — M — E, \\ | \\ P \end{array}$$

so entsteht eine Heterozygote, für welche wir folgende Formel schreiben:

$$\begin{array}{c} H_2 \\ | \\ My\ my — C_2 — L_2 — Ph_2 — M_2 — E\ e, \\ | \\ P_2 \end{array}$$

oder nach dem bisherigen, mindestens ebenso übersichtlichen Modus:

$$\begin{array}{c} H\ H \\ | \\ My\ my — C\ C — L\ L — Ph\ Ph — M\ M — E\ e. \\ | \\ P\ P \end{array}$$

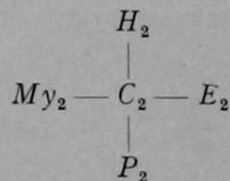
Da in allen von CASTLE verwendeten Kaninchensippen die drei speziellen Farbengene für L -Gelb, Braun und Schwarz, L , Ph und M , gleichzeitig vorkommen (CASTLE kennt beispielsweise keine reinbraune Rasse), d. h. da alle seine Kaninchensippen mit Bezug auf diese Gene homozygotisch sind, so kann man für den Gebrauch die Konstitutionsformel wesentlich vereinfachen, wenn man für Gelb + Braun + Schwarz ein einziges Symbol einführt, ja man kann die Symbole für diese

Gene überhaupt aus der Formel weglassen. Man wird dann nur mit den Symbolen My und my , H und h , C und c , P und p , E und e zu operieren haben.

CASTLE kennt 18 äußerlich mit Bezug auf Färbung und Zeichnung verschiedene Kaninchensippen, also 18 Phänotypen. Wahrscheinlich lassen sich alle diese Sippen homozygotisch, d. h. rein, züchten. Hinsichtlich der Farbe werden nur Grau, Schwarz, Gelb und Weiß mit den abgeschwächten Formen von Schwarz und von Gelb, d. h. Blau und Creme, berücksichtigt. Auf feinere Nuancen, die vorkommen und erblich sind, also doch wohl auf besonderen Genen beruhen, tritt CASTLE nicht ein. Ebensowenig auf die verschiedenen Formen der Fleckzeichnung oder Panachierung.

a) Die grauen Phänotypen.

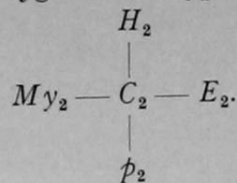
1. Phänotypus. Das graue Haarkleid des wilden Kaninchens mit weißem Bauch und weißer Schwanzunterseite. Die vereinfachte Formel für die reine Rasse würde lauten:



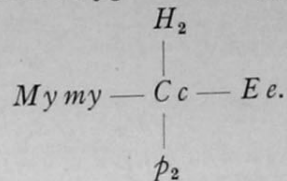
(die Gruppe L $\begin{array}{l} \nearrow M \\ \searrow Ph \end{array}$ muß man sich überall zwischen C und E eingeschaltet denken).

2. Phänotypus. Wie 1., aber blaugrau, indem P_2 durch p_2 ersetzt ist.

Die Formel für den homozygotischen Typus wäre:

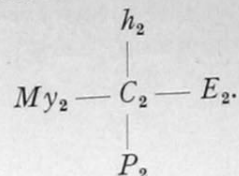


Eine Formel für einen heterozygotischen Typus wäre beispielsweise:



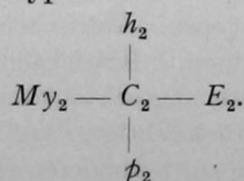
3. Phänotypus. Graugescheckt, sonst wie 1. H ist durch h ersetzt, mit Bezug auf welches die Tiere homozygotisch sind.

Formel für die reine Rasse:



4. Phänotypus. Blaugraue Schecke. Wie 2., aber das H ist durch h ersetzt, mit Bezug auf welches die Sippe homozygotisch ist.

Formel für den reinen Biotypus:

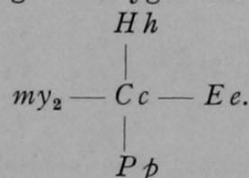


b) Die Phänotypen mit schwarzem Pigment.

Bei allen hierher gehörigen Phänotypen fehlt das positive Sprenkelungen My , welches homozygotisch durch my ersetzt ist.

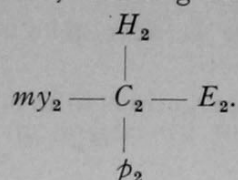
5. Phänotypus. Einfarbig schwarze Sippe. Formel wie bei 1., doch eben My homozygotisch durch my ersetzt.

Die Formel eines vollständig heterozygotischen, schwarzen Phänotypus wäre:



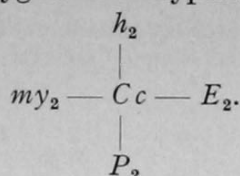
6. Phänotypus. Einfarbig blaue Sippe. Wie 5., aber das P homozygotisch durch p ersetzt.

Formel einer homozygotischen, einfarbig blauen Sippe:



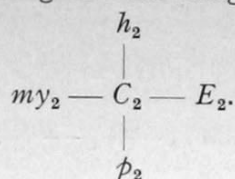
7. Phänotypus. Schwarzschecke. Wie 5., doch ist H homozygotisch durch h ersetzt.

Formel eines monoheterozygotischen Typus:



8. Phänotypus. Blauschecke. Wie 6., aber das H ist homozygotisch durch h (Abschwächung von Schwarz) ersetzt:

Formel einer auch mit Bezug auf die übrigen Gene reinen Rasse:

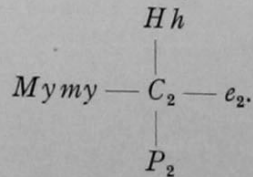


c) Die Phänotypen mit gelber Farbe.

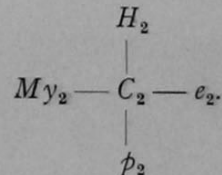
Bei den hierher gehörigen Phänotypen ist E homozygotisch durch e ersetzt. Das braune und schwarze Pigment sind auf die Augen und die Haut der Extremitäten beschränkt.

9. Phänotypus. Gelb, mit weißem Bauch und Schwanz. Wie 1., aber das Gen E ist homozygotisch durch e ersetzt.

Formel eines diheterozygotischen Typus:



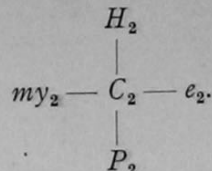
10. Phänotypus. Cremefarbig, mit weißem Bauch und Schwanz. Wie 9., aber das Gen P ist homozygotisch durch p (gelbes Pigment in verdünntem Zustande) ersetzt. Formel einer vollständig homozygotischen Sippe:



11. Phänotypus. Gelbe Schecke (gelb und weiß), wie 9., doch ist H homozygotisch durch h ersetzt.

12. Phänotypus. Cremefarbige Schecke (creme und weiß), wie 10., aber H homozygotisch durch h ersetzt.

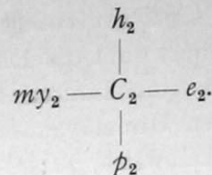
13. Phänotypus. Uniform rußiggelb, ohne weißen Bauch und Schwanz. Wie 9., doch das My homozygotisch durch my ersetzt. Formel des homozygotischen Typus:



14. Phänotypus. Blaß-rußiggelb. Wie 13., aber P ist homozygotisch durch p ersetzt.

15. Phänotypus. Rußige Schecke (rußiggelb und weiß). Wie 13., aber H homozygotisch durch h ersetzt.

16. Phänotypus. Blaß-rußiggelbe Schecke. Wie 14., aber H homozygotisch durch h ersetzt. Beispiel:



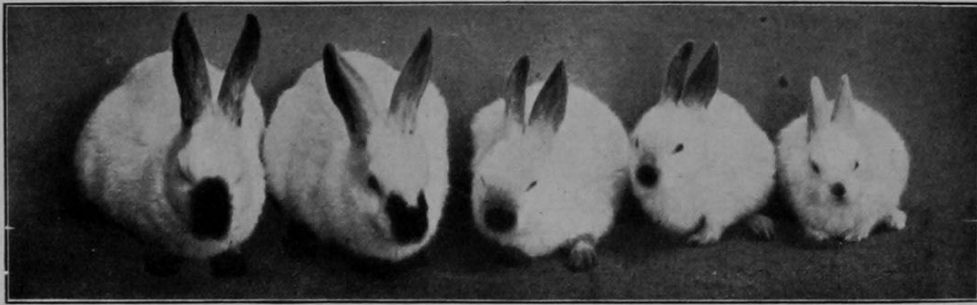
d) Die weißen, d. h. albinotischen Phänotypen.

17. Phänotypus. Ganz weiß. [Ohne irgendwelches Pigment. Vollkommener Albinismus. Diese Albinos können, äußerlich ununterscheidbar, durch irgendeine der 16 eben angeführten genotypischen Gruppen repräsentiert sein, wenn nur C homozygotisch durch c ersetzt ist, z. B. beim ersten Phänotypus, dessen albinistische Form folgende Formel hätte:

$$\begin{array}{c} H_2 \\ | \\ My_2 - c_2 - E_2 \\ | \\ P_2 \end{array}$$

18. Phänotypus. Das Himalayakaninchen (Fig. 136 A u. B), eine partiell albinistische Sippe, die gewiß mit unserm russischen Kaninchen identisch ist. Die Augen sind rot (fleischfarbig). Das Haarkleid ist cremefarbig (nicht so schneeweiß, wie beim komplett albinistischen Phänotypus 17) mit

A



B

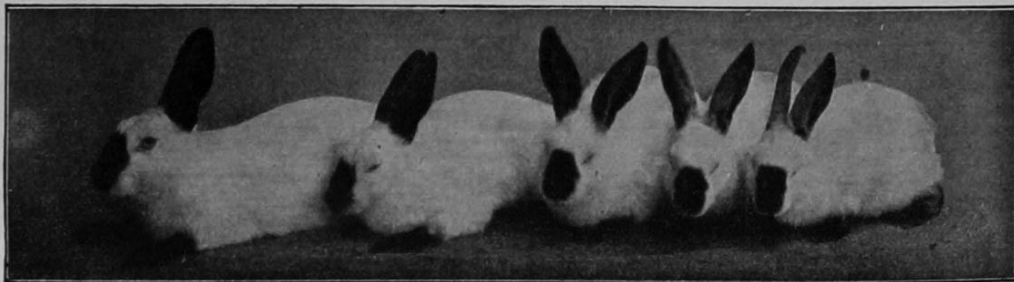
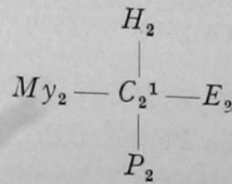


Fig. 136 A u. B.

Himalaya- oder Russenkaninchen; 10 verschieden alte Exemplare, von 2—26 Wochen. Um das Auftreten der charakteristischen Zeichnung zu zeigen. Clichè von Dr. F. POPPE, Leipzig.

peripherem Schwarz (Nase oder Maske, Oberkiefer, Ohren, Vorder- und Hinterpfoten, Schwanz). Man sagt neuerdings auch, die Sippe sei akromelanistisch. Bei der Geburt sind die Russen rein weiß (Fig. 136 A); die Pigmentierung pflegt gewöhnlich vom fünften Monat an aufzutreten. CASTLE schreibt der von ihm verwendeten Himalayakaninchen Sippe die folgende Formel (in der von uns adoptierten Schreibweise) zu:



Er nimmt dabei an, daß das Chromogen C ersetzt ist durch einen analogen, aber verschiedenen Faktor C^1 , welcher bei Einwirkung der spezifischen Farbgene L , Ph und M die schwarze Farbe nur an den erwähnten peripheren Stellen hervorruft, vielleicht ein eben nur auf diese Stellen beschränktes C darstellt.

Da C^1 antagonistisch zu C wirkt, so wollen wir anstatt C^1 lieber c^1 schreiben. c^1 würde sich dann von c dadurch unterscheiden, daß es das fast vollständige Fehlen des Chromogens für alle beim russischen Kaninchen pigmentlosen, oder vielmehr blaß cremefarbenen Bezirke des Körpers bedeutet.

19. **Phänotypus.** In einer Anmerkung (S. 53) teilt CASTLE mit, daß er inzwischen auch ein Himalayakaninchen gezüchtet habe mit dem positiven Gen My . Die periphere schwarze Farbe ist weniger intensiv und der Schwanz an der Unterseite weiß.

Diese 19 Phänotypen können selbstverständlich, wie schon bei ihrer Aufzählung erwähnt worden ist, durch komplett homozygotische Biotypen (reine Rassen) oder durch in verschiedenem Grade heterozygotische (mono-, di-, tri-, tetra-heterozygotische) repräsentiert sein. Die komplett homozygotischen Formen bilden nur eine Art von Gameten, die monoheterozygotischen bilden zwei Arten von Gameten, die diheterozygotischen vier Arten, die triheterozygotischen acht Arten usw.

Die kreuzungsanalytische Untersuchung, ob ein Vertreter eines Phänotypus homozygotisch oder heterozygotisch ist, und wenn heterozygotisch, in welchem Maße und für welche Paare von Genen, ist natürlich bei einer so großen Anzahl von Genen recht umständlich. CASTLE und seine Mitarbeiter haben solche Kreuzungsanalysen in großem Umfange angestellt, so daß einige tausend gezüchtete Kaninchen als Belegmaterial zur Beobachtung kamen. Die Autoren veröffentlichen nur einen Teil der von ihnen angestellten Zuchtexperimente und wir müssen uns selbst wieder auf eine in Anbetracht der Wichtigkeit der Sache allerdings stattliche Auswahl aus dem vorgebrachten Material beschränken.

Bericht über Zuchtversuche von Castle und seinen Mitarbeitern.

a) Graue Phänotypen.

1. **Beispiel.** Beim wilden, grauen Kaninchen sind alle Gene positiv repräsentiert und dieser Typus ist komplett homozygotisch mit Bezug auf alle Paare von Genen. Ein solcher Biotypus stellt eine reine Rasse dar, die man als *e u h o m o z y g o t i s c h* bezeichnen könnte. Sie bildet nur eine einzige Sorte von Gameten. Die abgekürzte Formel für das wilde graue Kaninchen (unter

Weglassung der allen Phänotypen gemeinsamen Gene *L*, *Ph* und *M*) lautet in linearer Anordnung

$$C_2 E_2 H_2 My_2 P_2.$$

Die Gameten haben alle die Formel *CEHMyP*.

CASTLE operierte mit einem weiblichen, belgischen Hasenkaninchen [Fig. 137]¹⁾, welches, wie das graue Wildkaninchen, offenbar euhomozygotisch war. Die theoretische Erwartung ist die, daß bei Kreuzung dieses (rostrot-grauen) Kaninchens mit irgendeinem anderen Färbungs- und Zeichnungsphänotypus in der *F*₁-Generation lauter wildgraue Individuen auftreten. Faktisch erhielt er bei Kreuzung mit einem Albinorammler, in dessen Gameten *C* durch *c* ersetzt war, fünf graue *F*₁-Junge. *C* dominiert über *c*, das vorhandene positive Gen über das fehlende negative. Bei Kreu-

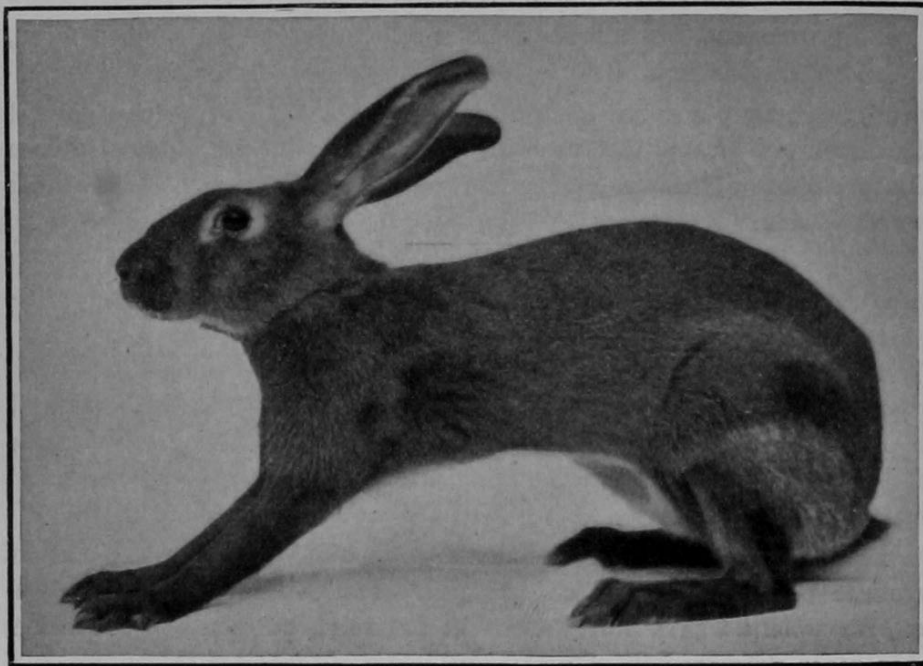


Fig. 137.

Belgisches Hasenkaninchen. Cliché von Dr. F. POPPE, Leipzig.

zung desselben Muttertieres mit einem gelben Rammler, in dessen Gameten *E* durch *e* ersetzt war, erhielt er zehn graue Junge. Das positive Gen *E* der mütterlichen Gamete dominiert über das negative *e* des väterlichen Spermatozoons.

Wäre die Mutter mit Bezug auf *C* heterozygotisch gewesen, so hätte sie mit Bezug auf dieses Gen zwei Sorten von Eiern in gleicher Zahl produziert, Eier mit dem Gen *C* und Eier mit dem Gen *c*. Bei der Paarung mit dem Albinorammler, dessen Spermatozoen alle ohne Ausnahme nur das negative Gen *c* enthalten, hätten sich zwei Sorten von Zygoten gebildet, nämlich nach der theoretischen Wahrscheinlichkeit die eine Hälfte Heterozygoten von der Formel *Cc*, wobei groß *C* über klein *c* dominiert und das wildgraue Kleid in die Erscheinung tritt und die andere Hälfte Homozygoten mit Bezug auf das rezessive Merkmal *c*, also von der Formel *cc*, welche Albinismus bezeichnet. Die *F*₁-Generation bestand aber ausschließlich aus grauen Jungen.

¹⁾ „Belgian hare“. Ob wirklich das Hasenkaninchen gemeint ist?

Wäre die graue Mutter mit Bezug auf *E* heterozygotisch gewesen, so hätten nach der theoretischen Erwartung bei der Kreuzung mit dem gelben Rammler in der F_1 -Generation die eine Hälfte der Exemplare grau, die andere gelb ausfallen müssen. Sie wurden aber alle grau.

2. Beispiel. Gewisse graue Rammler, die als Versuchstiere Verwendung fanden, erwiesen sich als monoheterozygotisch mit Bezug auf das Gen *My*.

Formel: $C_2 E_2 H_2 My my P_2$.

Gameten: zur Hälfte $CEHMyP$ und zur anderen Hälfte $CEHmyP$. Sie wurden gekreuzt mit rußig-gelben Weibchen.

Formel: $C_2 e_2 H_2 my_2 P_2$.

Gameten: $ceHmyP$.

Nach der theoretischen Erwartung entstehen 2 Sorten von Zygoten in gleicher Zahl, nämlich

- a) $\sigma CEHMyP \times \varnothing ceHmyP = C_2 E e H_2 My my P_2$, Grau und
b) $\sigma CEHmyP \times \varnothing ceHmyP = C_2 E e H_2 my_2 P_2$, Schwarz.

Resultate der Kreuzung: In einem Falle 3 schwarze und 2 graue Junge, in einem anderen Falle 5 schwarze und 5 graue Junge.

3. Beispiel. Kreuzung von 2 grauen Kaninchen, die beide diheterozygotisch sind, nämlich für das Chromogen *C* und das Myochrogen *My*.

Sie gehören einer dihybriden F_1 -Generation an von der Formel

$CcE_2H_2My my P_2$.

Vier Arten Gameten in gleicher Zahl, nämlich

1. $CEHMyP$
2. $cEHMyP$
3. $CEHmyP$
4. $cEHmyP$

Die theoretische Erwartung für die F_2 -Generation ist für je 16 Individuen im Durchschnitt 9 graue, 3 schwarze und 4 weiße, wie aus der nachfolgenden Schachbrett-Tabelle leicht ersichtlich ist, in welcher der Einfachheit halber nur die heterozygotischen Gene eingetragen sind.

Gameten	<i>My C</i>	<i>My c</i>	<i>my C</i>	<i>my c</i>
<i>My C</i>	<i>My C</i> <i>My C</i> grau	<i>My c</i> <i>My C</i> grau	<i>my C</i> <i>My C</i> grau	<i>my c</i> <i>My C</i> grau
<i>My c</i>	<i>My C</i> <i>My c</i> grau	<i>My c</i> <i>My c</i> weiß	<i>my C</i> <i>My c</i> grau	<i>my c</i> <i>My c</i> weiß
<i>my C</i>	<i>My C</i> <i>my C</i> grau	<i>My c</i> <i>my C</i> grau	<i>my C</i> <i>my C</i> schwarz	<i>my c</i> <i>my C</i> schwarz
<i>my c</i>	<i>My C</i> <i>my c</i> grau	<i>My c</i> <i>my c</i> weiß	<i>my C</i> <i>my c</i> schwarz	<i>my c</i> <i>my c</i> weiß

Das tatsächliche Resultat der Kreuzungen war 17 Junge, wovon 10 grau, 3 schwarz und 4 weiß.

4. Beispiel. Kreuzungen grauer F_1 -Diheterozygoten, die mit denjenigen des vorhergehenden Beispiels vollständig übereinstimmen, nur daß das perfekte Albinoblut durch das partielle Albinoblut der Himalayarasse, also *c* durch *c*₁ ersetzt ist.

Arnold Lang, Experimentelle Vererbungslehre.

Die Formel wäre $Cc_1E_2H_2MymyP_2$. Für die F_2 -Generation wären auf je 16 Individuen im Durchschnitt zu erwarten 9 graue, 3 schwarze und 4 Himalaya-Kaninchen.

CASTLE erhielt tatsächlich bei seinen Kreuzungen im ganzen

24 Graue, 10 Schwarze, 13 Himalayas.

Theoretische Erwartung: 27 „ 9 „ 12 „

5. Beispiel. Kreuzung von grauen F_1 -Kaninchen, die nur mit Bezug auf das Gen E heterozygotisch waren. Ein einfacher Fall von Monohybridismus.

Formel: $C_2EeH_2My_2P_2$.

Theoretische Erwartung: Graue und gelbe F_2 -Individuen im Zahlenverhältnis von 3 : 1.

Tatsächliches Ergebnis der Zuchten: 39 graue und 20 gelbe F_2 -Kaninchen.

6. Beispiel. Durch Kreuzung von gelben und schwarzen Kaninchen oder, was das gleiche Resultat ergibt, von grauen mit rußig-gelben, kann man leicht eine graue F_1 -Generation erhalten, welche diheterozygotisch ist, nämlich mit Bezug auf die Gene E und My und also die Formel hat $C_2EeH_2My_2P_2$.

Die theoretische Erwartung für die F_2 -Generation ist die, daß graue, schwarze, gelbe und rußig-gelbe und nur diese Farbenvarietäten auftreten und zwar im Zahlenverhältnis von 9 : 3 : 3 : 1. Tatsächliches Resultat der Kreuzungen: 11 F_2 -Kaninchen, wovon 6 grau, 2 schwarz und 3 gelb.

7. Beispiel. Kreuzungen untereinander von Vertretern des grauen Phänotypus, welche triheterozygotisch sind, nämlich mit Bezug auf die Gene C , E und My . Diese kann man als eine F_1 -Generation auffassen, welcher die Formel zukommt $CcEeH_2MymyP_2$.

Es handelt sich um einen Fall von Trihybridismus. Die F_1 -Generation bildet 8 verschiedene Arten von Gameten in gleicher Zahl, mit folgenden Formeln, in denen die allen gemeinsamen Symbole H und P weggelassen sind:

- | | |
|-------------|-------------|
| 1. $C E My$ | 5. $c E My$ |
| 2. $C E my$ | 6. $c E my$ |
| 3. $C e My$ | 7. $c e My$ |
| 4. $C e my$ | 8. $c e my$ |

In der F_2 -Generation entstehen 64 Gametenkombinationen in 5 äußerlich verschiedenen Phänotypen, nämlich graue, schwarze, gelbe, rußig-gelbe und weiße im theoretischen Zahlenverhältnis von 27 : 9 : 9 : 3 : 16, wie aus der Schachbrett-Tabelle (S. 643) ersichtlich ist.

CASTLE erhielt bei verschiedenen solchen Kreuzungen als empirisches Ergebnis im ganzen 52 F_2 -Junge, nämlich 24 graue, 6 schwarze, 8 gelbe, 3 rußig-gelbe und 11 weiße, also eine recht große Annäherung an das theoretische Zahlenverhältnis.

Im ganzen gibt es innerhalb des grauen Phänotypus 32 nach der genotypischen Konstitution verschiedene, äußerlich aber nicht unterscheidbare Varietäten. Von diesen haben CASTLE und seine Mitarbeiter 10 wirklich nachgewiesen, resp. gezüchtet und eine Anzahl anderer sind bekannt. Zweifellos könnte man durch weitere zielbewußte Versuche alle diese 32 verborgenverschiedenen Varietäten züchterisch herstellen.

b) Blaugraue Phänotypen.

Blaugrau entsteht aus Grau dadurch, daß das Verdichtungsgen P fehlt und das Pigment in zerstreuter, verdünnter Form auftritt. Das positive, dominante

Gameten	<i>C E M y</i>	<i>C E m y</i>	<i>C e M y</i>	<i>C e m y</i>	<i>c E M y</i>	<i>c E m y</i>	<i>c e M y</i>	<i>c e m y</i>
<i>C E M y</i>	<i>C E M y</i> <i>C E M y</i> grau 1	<i>C E m y</i> <i>C E M y</i> grau 2	<i>C e M y</i> <i>C E M y</i> grau 3	<i>C e m y</i> <i>C E M y</i> grau 4	<i>c E M y</i> <i>C E M y</i> grau 5	<i>c E m y</i> <i>C E M y</i> grau 6	<i>c e M y</i> <i>C E M y</i> grau 7	<i>c e m y</i> <i>C E M y</i> grau 8
<i>C E m y</i>	<i>C E M y</i> <i>C E m y</i> grau 9	<i>C E m y</i> <i>C E m y</i> schwarz 1	<i>C e M y</i> <i>C E m y</i> grau 10	<i>C e m y</i> <i>C E m y</i> schwarz 2	<i>c E M y</i> <i>C E m y</i> grau 11	<i>c E m y</i> <i>C E m y</i> schwarz 3	<i>c e M y</i> <i>C E m y</i> grau 12	<i>c e m y</i> <i>C E m y</i> schwarz 4
<i>C e M y</i>	<i>C E M y</i> <i>C e M y</i> grau 13	<i>C E m y</i> <i>C e M y</i> grau 14	<i>C e M y</i> <i>C e M y</i> gelb m. w. B. 1	<i>C e m y</i> <i>C e M y</i> gelb m. w. B. 2	<i>c E M y</i> <i>C e M y</i> grau 15	<i>c E m y</i> <i>C e M y</i> grau 16	<i>c e M y</i> <i>C e M y</i> gelb m. w. B. 3	<i>c e m y</i> <i>C e M y</i> gelb m. w. B. 4
<i>C e m y</i>	<i>C E M y</i> <i>C e m y</i> grau 17	<i>C E m y</i> <i>C e m y</i> schwarz 5	<i>C e M y</i> <i>C e m y</i> gelb m. w. B. 5	<i>C e m y</i> <i>C e m y</i> gelb-rußig 1	<i>c E M y</i> <i>C e m y</i> grau 18	<i>c E m y</i> <i>C e m y</i> schwarz 6	<i>c e M y</i> <i>C e m y</i> gelb m. w. B. 6	<i>c e m y</i> <i>C e m y</i> gelb-rußig 2
<i>c E M y</i>	<i>C E M y</i> <i>c E M y</i> grau 19	<i>C E m y</i> <i>c E M y</i> grau 20	<i>C e M y</i> <i>c E M y</i> grau 21	<i>C e m y</i> <i>c E M y</i> grau 22	<i>c E M y</i> <i>c E M y</i> weiß 1	<i>c E m y</i> <i>c E M y</i> weiß 2	<i>c e M y</i> <i>c E M y</i> weiß 3	<i>c e m y</i> <i>c E M y</i> weiß 4
<i>c E m y</i>	<i>C E M y</i> <i>c E m y</i> grau 23	<i>C E m y</i> <i>c E m y</i> schwarz 7	<i>C e M y</i> <i>c E m y</i> grau 24	<i>C e m y</i> <i>c E m y</i> schwarz 8	<i>c E M y</i> <i>c E m y</i> weiß 5	<i>c E m y</i> <i>c E m y</i> weiß 6	<i>c e M y</i> <i>c E m y</i> weiß 7	<i>c e m y</i> <i>c E m y</i> weiß 8
<i>c e M y</i>	<i>C E M y</i> <i>c e M y</i> grau 25	<i>C E m y</i> <i>c e M y</i> grau 26	<i>C e M y</i> <i>c e M y</i> gelb m. w. B. 7	<i>C e m y</i> <i>c e M y</i> gelb m. w. B. 8	<i>c E M y</i> <i>c e M y</i> weiß 9	<i>c E m y</i> <i>c e M y</i> weiß 10	<i>c e M y</i> <i>c e M y</i> weiß 11	<i>c e m y</i> <i>c e M y</i> weiß 12
<i>c e m y</i>	<i>C E M y</i> <i>c e m y</i> grau 27	<i>C E m y</i> <i>c e m y</i> schwarz 9	<i>C e M y</i> <i>c e m y</i> gelb m. w. B. 9	<i>C e m y</i> <i>c e m y</i> gelb-rußig 3	<i>c E M y</i> <i>c e m y</i> weiß 13	<i>c E m y</i> <i>c e m y</i> weiß 14	<i>c e M y</i> <i>c e m y</i> weiß 15	<i>c e m y</i> <i>c e m y</i> weiß 16

Gen P ist durch das negative, rezessive p ersetzt. Alle blaugrauen Tiere sind also mit Bezug auf p homozygotisch, denn wären sie heterozygotisch, Pp , so würden sie nicht blaugrau sondern grau sein. Mit Bezug auf dieses Gen bilden also die blaugrauen Kaninchen nur eine, nicht zwei Sorten von Gameten und es gibt innerhalb des blaugrauen Phänotypus nur halb so viele Gametenkombinationen („Kryptotypen“), wie innerhalb des grauen, nämlich nur 16.

Wir wollen die vereinfachten Formeln für die 16 blaugrauen Kryptotypen anführen.

1. $C_2 E_2 H_2 My_2 p_2$, euhomozygotischer Typus, erzeugt bei Inzucht lauter blaugraue Junge.
2. $C_2 E_2 H_2 My my p_2$, monoheterozygotisch für das Sprenkelungsgen My , erzeugt bei Inzucht blaugraue und blaue Junge.
3. $Cc E_2 H_2 My_2 p_2$, monoheterozygotisch für das Chromogen C , erzeugt bei Inzucht blaugraue und weiße Junge.
4. $Cc E_2 H_2 My my p_2$, diheterozygotisch, und zwar mit Bezug auf die Gene C und My . Erzeugt bei Inzucht blaugraue, blaue und weiße Junge.
5. $C_2 Ee H_2 My_2 p_2$, monoheterozygotisch, mit Bezug auf das Gen E . Erzeugt bei Inzucht blaugraue und cremefarbige Junge.
6. $C_2 Ee H_2 My my p_2$, diheterozygotisch, mit Bezug auf die Gene My und E . Erzeugt bei Inzucht blaugraue, blaue, cremefarbige und blaßbrauchige Junge.
7. $Cc Ee H_2 My_2 p_2$, diheterozygotisch, mit Bezug auf die Gene C und E . Erzeugt bei Inzucht blaugraue, cremefarbige und weiße Junge.
8. $Cc Ee H_2 My my p_2$, triheterozygotisch, und zwar mit Bezug auf die Gene C , E und My . Erzeugt bei Inzucht blaugraue, blaue, cremefarbige, blaßbrauchige und weiße Junge.

Die acht übrigen Kombinationen (Kryptotypen) des blaugrauen Phänotypus wiederholen die Konstitutionsformeln der vorstehend angeführten acht Kombinationen, doch ist in jeder von ihnen das homozygotische H_2 durch den heterozygotischen Zustand Hh ersetzt, so daß in jeder Kategorie bei Inzucht neben einfarbigen Jungen auch Schecke gebildet werden.

Beispiel für den blaugrauen Phänotypus: Ein weibliches Exemplar des blaugrauen Kryptotypus No. 4. Formel $Cc E_2 H_2 My my p_2$ wurde gekreuzt mit einem schwarzen Rammler, welcher triheterozygotisch war und zwar mit Bezug auf die Gene E , C und P . Das theoretische Zahlenverhältnis und die tatsächlich beobachteten Farben und Zahlen der Jungen sind in der nachfolgenden Tabelle zusammengestellt, aus der ersichtlich ist, daß alle theoretisch erwarteten Farben, mit Ausnahme von Schwarz, auftraten.

Farbe	Tatsächliche Zahl der Jungen	Theoretisches Zahlenverhältnis
Grau	4	27
Blaugrau	1	9
Schwarz	0	9
Blau	4	3
Weiß	1	16

c) Schwarzer Phänotypus.

Dieser unterscheidet sich von dem grauen, wie bekannt, dadurch, daß das Gen für Sprenkelung My komplett fehlt und homozygotisch durch my ersetzt ist.

Es gibt theoretisch 16 Gametenkombinationen oder Kryptotypen innerhalb dieses Phänotypus. Es ist leicht diese Kryptotypen theoretisch zu ermitteln. Wir brauchen dies nicht zu tun, nachdem wir die 16 analogen Gametenkombinationen für den blaugrauen Phänotypus dargestellt haben.

d) Blauer Phänotypus.

Acht verschiedene Gametenkombinationen. Da die Versuchstiere mit Bezug auf das negative Sprenkelungsgen samt und sonders homozygotisch ($my my$) sind, so kann man die Symbole my_2 aus den Formeln weglassen, ebenso das Symbol H_2 , das überall homozygotisch vorkommt.

Einige Beispiele von Kreuzungsversuchen:

	Schwarz	Blau	Rußig	Blaßrußig
1. Kreuzung: Blau ♀ $C_2 E e p_2 \times$ Rußig ♂ $C c e_2 P_2$ ergab	3	—	3	—
Theoretische Erwartung für 6 Exemplare	3	—	3	—
2. Kreuzung: Blau ♀ $C_2 E e p_2 \times$ Rußig ♂ $C_2 e_2 P p$ (oder $C c e_2 P p$) ergab	4	2	5	2
Theoretische Erwartung für 13 Exemplare	3,25	3,25	3,25	3,25
3. Kreuzung: Blau ♀ $C_2 E e p_2 \times$ Schwarz ♂ $C_2 E_2 P p$ (oder $C c E_2 P p$) ergab	4	3	—	—
Theoretische Erwartung für 7 Exemplare	3,5	3,5	—	—

e) Gelber Phänotypus.

16 verschiedene Gametenkombinationen oder Kryptotypen, deren Formeln sich leicht ermitteln lassen.

Einige Beispiele von Kreuzungsversuchen.

1. Kreuzung: Gelbe Kaninchen von der Formel $C_2 e_2 My_2 P_2$ gekreuzt mit gelben von beliebigen anderen Formeln müssen immer nur gelbe Junge erzeugen, weil bei allen gelben das (rezessive) Gen e homozygotisch vorkommt. CASTLE kreuzte ein ♂ $C_2 e_2 My_2 P_2$ mit sechs verschiedenen gelben ♀, von denen drei bei anderen Kreuzungen rußige Nachkommen gezeugt hatten und erhielt 61 Junge, alle gelb.
2. Kreuzung: Es ist klar, daß, wenn man den erwähnten gelben Kryptotypus mit rußigen Kaninchen kreuzt, bei denen das Gen My der Gelben homozygotisch durch my ersetzt ist, lauter Gelbe entstehen müssen, weil sich bei den Hybriden My mit my verbindet. Bei Kreuzung des oben erwähnten gelben Männchens mit zwei rußigen Weibchen erhielt CASTLE 12 Junge, alle gelb.
3. Kreuzung: Ein gelbes Kaninchen von der (abgekürzten) Formel $C c e_2 My_2$ wurde mit einem gelben Kaninchen von der Formel $C_2 e_2 My my$ gekreuzt und zeugte gemäß der theoretischen Erwartung lauter gelbe Junge, im ganzen 9.

4. Kreuzung: Dieses nämliche gelbe Kaninchen $Cc e_2 My_2$ zeugte mit einem anderen gelben Kaninchen vom Kryptotypus $Cc e_2 My my$ vier gelbe und drei weiße Junge; theoretische Erwartung 5,25 : 1,75.
5. Kreuzung: Das nämliche gelbe Kaninchen $Cc e_2 My_2 P_2$ lieferte, gepaart mit zwei schwarzen von der Konstitution $C_2 E e my_2 Pp$, 12 Junge, nämlich 8 gelbe, 3 graue und 1 blaugraue. Theoretisches Zahlenverhältnis 4 : 3 : 1.
6. Kreuzung: Ein gelber Rammler von der Konstitution $C_2 e_2 My my$ wurde gepaart mit schwarzen Weibchen vom Kryptotypus $Cc E e my_2$. Die Nachkommenschaft bestand aus 7 grauen, 5 schwarzen, 6 gelben und 7 rußig-gelben Kaninchen. Theoretisches Zahlenverhältnis 1 : 1 : 1 : 1.

Wir wollen diesen Fall tabellarisch illustrieren.

Der gelbe Rammler $C_2 e_2 My my$ bildete zwei Sorten von Spermatozoen, nämlich $Ce My$ und $Cemy$.

Die schwarzen Weibchen hingegen bildeten vier Arten von Eiern, nämlich $CE my$, $cE my$, $Cemy$ und $cemy$.

Wir erhalten also acht Gametenkombinationen (Zygoten) nach folgender Tabelle:

		♀			
♂	Gameten	$CE my$	$cE my$	$Cemy$	$cemy$
	$Ce My$	$CE my$ $Ce My$ grau 1	$cE my$ $Ce My$ grau 2	$Cemy$ $Ce My$ gelb 1	$cemy$ $Ce My$ gelb 2
	$Cemy$	$CE my$ $Cemy$ schwarz 1	$cE my$ $Cemy$ schwarz 2	$Cemy$ $Cemy$ gelbrußig 1	$cemy$ $Cemy$ gelbrußig 2

f) Der rauchiggelbe Phänotypus.

Wir wissen, daß dieser Phänotypus aus Gelb entsteht dadurch, daß My homozygotisch durch my ersetzt wird.

Theoretisch gibt es innerhalb dieses Phänotypus acht Kryptotypen.

Von den verschiedenen Kontrollversuchen, welche CASTLE vorgenommen hat, wollen wir nur zwei angeben.

1. Paarung von zwei Repräsentanten des rauchiggelben Kryptotypus $Cc^1 e_2 my_2$ untereinander. Diese bilden also eine monoheterozygotische F_1 -Generation. In der F_2 -Generation erhielt CASTLE vier rauchiggelbe und ein Himalaya-Kaninchen. Theoretische Erwartung 3 : 1.

2. Kreuzung eines rauchiggelben Weibchens von derselben Konstitution $Cc^1 e_2 my_2$ mit einem gelben Rammler des Kryptotypus $Cc^1 e_2 My my$ ergab 5 gelbe, 4 rauchiggelbe und 1 Himalaya-Kaninchen; theoretisches Zahlenverhältnis 3 : 3 : 2, wie sich aus nachstehender Tabelle ergibt.

		♂			
♀	Gameten	$Ce My$	$c^1 e My$	$Cemy$	$c^1 e my$
	$Cemy$	$Ce My$ $Cemy$ gelb 1	$c^1 e My$ $Cemy$ gelb 2	$Cemy$ $Cemy$ rauchiggelb 1	$c^1 e my$ $Cemy$ rauchiggelb 2
	$c^1 e my$	$Ce My$ $c^1 e my$ gelb 3	$c^1 e My$ $c^1 e my$ Himalaya 1	$Cemy$ $c^1 e my$ rauchiggelb 3	$c^1 e my$ $c^1 e my$ Himalaya 2

g) Der weiße (albinotische) Phänotypus.

Der weiße Phänotypus kann theoretisch aus irgendeinem farbigen entstehen, wenn nur das positive Chromogen C homozygotisch durch das vollständige (c_2) oder teilweise (c_2^1) Fehlen desselben ersetzt ist. Fehlt C , und ist es durch c ersetzt, so sind 16 verschiedene Kombinationen der übrigen variablen Gene E resp. e , H resp. h , My resp. my und P resp. p möglich. Da aber C auch durch c^1 (Himalayaalbinismus) ersetzt werden kann, so sind 16 weitere Kombinationen von Genen möglich. Das würde 32 verschiedene Sorten von albinotischen Gameten und 232 Gametenkombinationen als theoretisch realisierbar erscheinen lassen. Es hatte keinen Zweck und würde in keinem Verhältnis zu der erforderlichen, ungeheuren Ausdehnung der Zuchtversuche gestanden haben, diese 232 Kryptotypen züchterisch herzustellen. CASTLE erblickte seine Hauptaufgabe darin, den Nachweis zu erbringen, daß jedes der vier genannten Gene selbständig durch Albinos erblich übertragen werden kann.

Übersicht über die Kryptotypen des albinotischen Phänotypus.

1. Albinos von der Konstitution $c_2 E_2 H_2 My_2 P_2$. Kryptomer graue Albinos. Diese sind eu homozygotisch und produzieren bei der Kreuzung mit irgendeiner Farbenvarietät ausschließlich graue F_1 -Heterozygoten.

2. Albinos von der Konstitution $c_2 E_2 H_2 my_2 P_2$. Kryptomer schwarze, eu homozygotische Albinos. Diese erzeugen mit grauen Formen graue Nachkommenschaft, mit schwarzen und mit zu schwarz hypostatisch pigmentierten Typen hingegen nur schwarze.

3. Albinos von der Konstitution $c_2 e_2 H_2 My_2 P_2$. Kryptomer gelbe, eu homozygotische Tiere, welche nur dann gelbe Nachkommenschaft erzeugen, wenn sie mit gelben oder rußig-gelben Phänotypen gekreuzt werden. Mit grauen oder schwarzen erzeugen sie graue Nachkommenschaft.

4. Albinos von der Konstitution $c_2 e_2 my_2 H_2 P_2$. Kryptomer rußig-gelbe Eu homozygoten. Diese bringen rußig-gelbe Junge nur bei Kreuzung mit rußig-gelben hervor.

5. Albinos von der Konstitution $c_2 E_2 H_2 My my P_2$. Kryptomer graue Tiere, welche einzig mit Bezug auf das Gen My heterozygotisch sind. Diese erzeugen, wenn gekreuzt mit schwarzen oder mit Bezug auf Schwarz rezessiv gefärbten Phänotypen, zum Teil graue und zum Teil schwarze Junge.

6. Albinos von der Konstitution $c_2 E e H_2 My_2 P_2$. Kryptomer graue Tiere, die einzig mit Bezug auf den Faktor E heterozygotisch sind. Es ist leicht ersichtlich, daß diese, um ein Beispiel herauszugreifen, bei Kreuzung mit gelben oder rußig-gelben Phänotypen sowohl graue als gelbe Junge liefern.

7. Albinos von der Konstitution $c_2 E e H_2 My my P_2$. Diese sind Diheterozygoten (mit Bezug auf E und My). Kreuzt man diese beispielsweise mit rußig-gelben, so erhält man gemischt graue, schwarze, gelbe und rußig-gelbe Nachkommenschaft.

8. Albinos von der Konstitution $c_2 Ee H_2 my_2 P_2$. Diese Monoheterozygoten erzeugen, wenn man sie mit rußig-gelben Phänotypen kreuzt, sowohl schwarze als rußig-gelbe Nachkommenschaft.

9. Albinos von der Konstitution $c_2 e_2 H_2 My my P_2$. Kreuzt man beispielsweise diese Monoheterozygoten mit rußig-gelben Phänotypen, so entstehen sowohl gelbe als rußig-gelbe Nachkommen.

Würde in den vorstehenden Kryptotypen von Albinos das homozygotische Gen P homozygotisch durch sein Allelomorph p ersetzt (also p_2), so würden diese Albinos bei Kreuzung mit blaßpigmentierten Farbenvarietäten nur blaßpigmentierte Formen (blau, creme) erzeugen. Wäre der Intensitätsfaktor heterozygotisch vertreten, so würde eine dritte Parallelreihe von Kryptotypen entstehen, die mit blaßgefärbten (mit Bezug auf p homozygotischen) Phänotypen gekreuzt, sowohl blaß als intensiv gefärbte Nachkommen produzieren würde.



Fig. 138.

Schwarzer, englischer Scheck. Nach der Farbentafel in ARTHUR WULF, Rasse-Kaninchenzucht.

Neue Parallelserien von je neun verschiedenen Kryptotypen von Albinos würden sich ergeben, wenn das homozygotische Gen H^1) homozygotisch durch sein negatives Allelomorph h (also h_2) oder heterozygotisch (also mit Hh) vertreten wäre. Kreuzungen mit heterozygotisch einfarbigen oder mit homozygotisch gescheckten Kaninchen würden dann z. T. einfarbige, z. T. gescheckte Nachkommen ergeben. Und je nachdem das Verdichtungsgen vertreten wäre, homozygotisch mit P_2 , oder heterozygotisch mit Pp oder homozygotisch mit seinem negativen Allelomorph (pp),

¹⁾ Auf S. 630 bis 651 steht überall H bzw. h als Symbol für das Homochromogen bzw. dessen Fehlen. Wir haben diesen Faktor sonst immer mit Ho bzw. ho bezeichnet.

würden Serien entstehen, welche mit den verschiedenen Farbenvarietäten gekreuzt stark und schwach pigmentierte, einfarbige und gescheckte Nachkommen-
schaft liefern würden.

Dadurch, daß an die Stelle des völlig negativen Chromogens c (Albinismus) das partiell negative Gen c^1 (partieller Albinismus der Himalayarasse) treten kann, ergibt sich die theoretische Möglichkeit einer weiteren Verdoppelung der Zahl der Gametenkombinationen, und eine weitere Verdoppelung könnte sich dadurch ereignen, daß c_1 und c heterozygotisch oder in einem epistatischen Verhältnis nebeneinander vorkommen.

Da bei allen Albinos das negative, rezessive Gen c (oder c^1) homozygotisch vorkommt, so müssen gemäß der theoretischen Voraussicht Kreuzungen von Albinos untereinander, welchem von den zahlreichen Kryptotypen sie auch angehören mögen, ausnahmslos Albinos ergeben. — Es gibt bis jetzt keine züchterische Erfahrung, welche dieser Voraussicht widersprechen würde.

Und nun noch einige Beispiele aus der Zahl der Kreuzungs-
experimente, welche CASTLE und seine Mitarbeiter ausgeführt haben, um die Richtigkeit der theoretischen Ermittlungen über die mannigfaltig verschiedene, kryptomer-genotypische Konstitution der Albinos zu beweisen.

1. Beispiel: Die Kreuzung eines Albinos von der kryptotypischen Konstitution $c_2 E_2 H_2 My_2 P_2$ mit einem schwarzen Kaninchen von der Konstitution $C..E..H..my_2 P..$ ergab, entsprechend der theoretischen Voraussicht, lauter graue Junge, 11 der Zahl nach.

2. Beispiel: Kreuzung desselben Albinos ($c_2 E_2 H_2 My_2 P_2$) mit einem gelben Kaninchen von der Konstitution $C_2 e_2 H_2 My my P_2$. Wir wollen in diesem Fall die Vorgänge bei der Zygotenbildung ausführlich darstellen.

Der verwendete Albino ist euhomozygotisch und bildet demgemäß nur eine einheitliche Sorte von Gameten von der Formel $c E H My P$. Das verwendete gelbe Kaninchen ist monoheterozygotisch (mit Bezug auf das Gen My) und bildet demgemäß zwei Sorten von Gameten, die einen von der Konstitution $C e H My P$, die anderen von der Formel $C e H my P$. Es entstehen somit zwei verschiedene Gametenkombinationen (Zygoten), nämlich

- a) $C c E e H_2 My_2 P_2$, ein grauer Phänotypus und
- b) $C c E e H_2 My my P_2$, ebenfalls ein grauer Phänotypus.

Tatsächlich erzielte CASTLE aus der erwähnten Kreuzung vier graue Junge.

3. Beispiel: Kreuzung eines Himalayamännchens von der Konstitution c_2^1 (oder vielleicht $c^1 c$) $E_2 H h my_2 P_2$ mit einem rußig-gelben Weibchen von der Konstitution $C_2 e_2 H_2 my_2 P_2$.

Das monoheterozygotische Himalayamännchen bildet zwei genotypisch verschiedene Arten von Gameten, nämlich

- a) $c^1 E H my P$ und
- b) $c^1 E h my P$.

Das rußig-gelbe Weibchen ist euhomozygotisch und bildet nur eine Sorte von Eiern, nämlich $C e H my P$.

Es entstehen zwei genotypisch verschiedene Arten von Zygoten, nämlich

- a) $C c^1 E e H_2 my_2 P_2$, ein schwarzer Phänotypus und
- b) $C c^1 E e H h my_2 P_2$, ein schwarzer Phänotypus.

Tatsächlich erhielt CASTLE aus der erwähnten Kreuzung nur schwarze Nachkommenschaft, 8 der Zahl nach.

4. Beispiel: Kreuzung eines weiblichen Albinos von der Konstitution $c_2 E_2 H_2 M y m y P_2$ mit einem gelben Rammler von der Formel $C_2 e_2 H_2 M y m y P_2$. Beide Eltern sind monoheterozygotisch mit Bezug auf das Sprengelungsgen. Die beiden genotypisch verschieden konstituierten Sorten von Eiern sind: a) $c E H M y P$ und b) $c E H m y P$. Die beiden Sorten von Spermatozoen sind: a) $C e H M y P$ und b) $C e H m y P$. Die Konstitution der vier Arten von Zygoten erläutert die nachfolgende Tabelle.

♀

Gameten	$c E H M y P$	$c E H m y P$
♂ $C e H M y P$	$C c E e H_2 M y_2 P_2 = \text{grau}$	$C c E e H_2 M y m y P_2 = \text{grau}$
$C e H m y P$	$C c E e H_2 M y m y P_2 = \text{grau}$	$C c E e H_2 m y_2 P_2 = \text{schwarz}$

Es waren also bei der Kreuzung des Albinoweibchens mit dem gelben Rammler graue und schwarze Junge im Zahlenverhältnis von 3 : 1 zu erwarten.

Tatsächlich erhielt CASTLE in einem ersten Wurf 3 schwarze und in einem zweiten 3 graue und 1 schwarzes Kaninchen.

5. Beispiel: Ein Albinoweibchen, dessen Konstitution entweder der Formel $c_2 E e H_2 m y_2 P_2$ oder der Formel $c_2 E e H_2 M y m y P_2$ entsprach, wurde mit einem gelben Rammler gepaart, von der Konstitution $C_2 e_2 H_2 M y m y P_2$. Der Ausgang des Versuches läßt sich theoretisch in folgender Weise berechnen: Ist die Konstitutionsformel der Mutter $c_2 E e H_2 m y_2 P_2$, so bildet sie zweierlei Eier, nämlich a) $c E H m y P$ und b) $c e H m y P$. Der Vater bildet zweierlei Spermatozoen, nämlich a) $C e H M y P$ und b) $C e H m y P$. Es entstehen vier genotypisch verschiedene Sorten von Zygoten, nach folgender Tabelle:

♀

Gameten	$c E H m y P$	$c e H m y P$
♂ $C e H M y P$	$C c E e H_2 M m y P_2 = \text{grau}$	$C c e_2 H_2 M y m y P_2 = \text{gelb}$
$C e H m y P$	$C c E e H_2 m y_2 P_2 = \text{schwarz}$	$C c e_2 H_2 m y_2 P_2 = \text{rußig-gelb}$

Die theoretische Erwartung wäre also vier auch äußerlich verschiedene Farbenvarietäten in der Nachkommenschaft im Zahlenverhältnis 1 : 1 : 1 : 1, nämlich graue, gelbe, schwarze und rußig-gelbe Kaninchen.

Tatsächlich ergab der Kreuzungsversuch 2 graue, 1 gelbes, 2 schwarze und 2 rußig-gelbe Junge. Es ist dies ein besonders schöner, demonstrativer Versuch.

6. Das sechste und letzte Beispiel: Kreuzung eines weiblichen Himalaya-kaninchens mit der Formel $c_2^1 E e H_2 m y_2 P_2$ mit einem schwarzen Männchen, Typus $C c E e H_2 m y_2 P_2$. Wir ermitteln die theoretische Voraussicht.

Das Weibchen erzeugt zwei Arten Eier, nämlich a) $c^1 E H m y P$ und b) $c^1 e H m y P$. Das Männchen erzeugt vier Arten Spermatozoen, nämlich a) $C E H m y P$, b) $C e H m y P$, c) $c E H m y P$ und d) $c e H m y P$.

Es entstehen acht wenigstens kryptotypisch verschiedene Arten von Zygoten, wie folgende Tabelle zeigt:

		♂			
	Gameten	$C E H my P$	$C e H my P$	$c E H my P$	$c e H my P$
♀	$c^1 E H my P$	$C c^1 E_2 H_2 my_2 P_2$ = schwarz 1	$C c^1 E e H_2 my_2 P_2$ = schwarz 2	$c^1 c E_2 H_2 my_2 P_2$ = Himalaya	$c^1 c E e H_2 my_2 P_2$ = Himalaya 2
	$c^1 e H my P$	$C c^1 E e H_2 my_2 P_2$ = schwarz 3	$C c^1 e_2 H_2 my_2 P_2$ = rußig-gelb	$c^1 c E e H_2 my_2 P_2$ = Himalaya 3	$c^1 c e_2 H_2 my_2 P_2$ = Himalaya 4

Es wären also theoretisch in der Nachkommenschaft zu erwarten schwarze, Himalaya und rußig-gelbe im Zahlenverhältnis von 3 : 4 : 1.

Tatsächlich erhielt er 3 schwarze, 6 Himalaya und 3 rußig-gelbe, auf die Zahl 8 bezogen 2 schwarze, 4 Himalaya und 2 rußig-gelbe.

CASTLE selbst berechnet die theoretische Erwartung etwas anders und kommt zu einem Zahlenverhältnis, das ganz exakt mit dem empirischen übereinstimmt. Es ist aber nötig, daß die genotypischen Verhältnisse des partiellen und totalen Albinismus kreuzungsanalytisch noch genauer untersucht werden. Diese Frage ist offenbar noch nicht ganz liquid.

Diese Untersuchungen von CASTLE bedeuten eine glänzende Bestätigung der Forschungsergebnisse von CUÉNOT, HURST u. a. bei Mäusen, Kaninchen, Ratten usw., daß der albinistische Phänotypus im geheimen die ganze Musterkarte von Färbungs- und Zeichnungsvarietäten umfassen, alle möglichen Kombinationen von Färbungs- und Zeichnungsgenen „latent“ enthalten kann. Es braucht bloß bei einer Kreuzung mit einer patenten Farbenvarietät zu dem negativen Faktor c der Gameten des Albinos das positive Gen C der Gameten einer farbigen Rasse in der Zygote hinzutreten, damit sofort in der Nachkommenschaft Färbung und Zeichnung in der durch die genotypische Konstitution bedingten Ausprägung in die Erscheinung tritt. Die Albinos unterscheiden sich wirklich von ihren genotypisch nächst verwandten farbigen Individuen nur dadurch, daß das Gen C bei ihnen vollkommen fehlt, oder anders ausgedrückt, durch das negative, rezessive Gen c homozygotisch ersetzt ist.

Hagedoorn (1911, S. 115) macht Mitteilung über einen von ihm über seinen Faktor H (siehe Maus, S. 545) angestellten Versuch bei Kaninchen. Er kreuzte ein braunes Hh mit einem braunen hh Kaninchen und erhielt in 3 Würfen 19 Junge, von denen 11 $mm my my Hh$ und 8 $mm my my hh$ waren. Theoretische Erwartung 9,5 : 9,5.

Derselbe (1911) bestätigte das Vorkommen eines dominanten Scheckigkeitsfaktors (unser Symbol Po) bei Kaninchen. Er paarte zwei Engländer („Papillons“), welche fast ganz weiß sind, aber regelmäßig über den ganzen Körper zerstreute farbige Flecken besitzen. In drei Würfen traten zwei einfarbige Junge auf, ein schwarzes und ein graues.

HAGEDOORN (1911) teilt einen Versuch von Kapitän SMITS in Utrecht mit, der sich auf die Vererbung des Himalayafaktors bezieht, welcher bei Albinos mit, der sich auf die Vererbung des Himalayafaktors bezieht, welcher bei Albinos Farbe an der Nase, den Ohren und den Füßen hervorruft (N nach HAGEDOORN). Der Versuch zeigt, daß N von C unabhängig ist. SMITS kreuzte farbige Cc Kaninchen von der Formel $Cc nn$ (welche bei Inzucht auch Albinos, cc , warfen)

mit Himalayakaninchen ($cc NN$). In F_2 entstanden zwei Sorten von Albinos, solche mit „extremer“ Farbe ($c N$) d. h. akromelanistische Himalayas, und ganz weiße ($c n$).

HAGEDOORN (1911) spricht, nur bei Kaninchen, von einem Faktor, den er P nennt (nicht unser P), welcher bewirkt, daß einige Haare, oder die Spitzen einiger Haare, weiß werden. Dieser Faktor kommt in den „dark-silver“-Kaninchen vor, ist also epistatisch zu schwarz. „Medium-silver“ kommt durch das Fehlen von F (S. 544) zustande. „Light-silver“-Kaninchen sind wahrscheinlich $ff PP$.

R. C. Punnetts Untersuchung über die Vererbung der Haarfarbe bei den Kaninchen (1912). Wir können über diese wichtige Untersuchung, welche der Verfasser schon im Jahre 1907 begonnen hat, noch ausführlich referieren. Im allgemeinen kann PUNNETT die neuesten Resultate von CASTLE und seinen Mitarbeitern bestätigen. Was CASTLE „sooty-yellow“, rußig-gelb, nennt, bezeichnet PUNNETT als „tortoise“, schildpatt. Die vier Farbenvarietäten sind Wildgrau („Agouti“), Gelb, Schwarz und Schildpatt. Wildgrau und Gelb enthalten den Faktor My (Myochrogen), der bei Schwarz und Schildpatt fehlt. Dagegen unterscheiden sich Wildgrau und Schwarz von Gelb und Schildpatt dadurch, daß sie den Extensionsfaktor E des Pigmentes (von Schwarz und Braun) enthalten.

PUNNETT kann HURSTS Feststellung bestätigen, daß die Himalayazeichnung (die Russenzeichnung) und auch die Holländerzeichnung gegenüber der Einfarbigkeit rezessiv sind. Zeichnung und Färbung vererben sich vollständig unabhängig voneinander. In der vorliegenden Abhandlung handelt es sich nur um die Farbe.

Die nachfolgende Tabelle (S. 653) orientiert über die Qualität der ausgeführten Kreuzungen.

P_1 - Generation.

Drei gelbe Holländer (Gelb, ♀ 1, ♀ 2 und ♂ 5), drei Schildpatt-Holländer (Schildp. ♀ 3, ♀ 4 und ♂ 6) und zwei Russen (Him. ♀ 7 und ♂ 8). Diese verwendeten Ausgangstiere waren rassig. Alle drei gelben Holländer jedoch erwiesen sich als mit Bezug auf den Schildpatt-Charakter heterozygotisch ($L L My my$).

F_1 - Generation.

Die Kreuzung von zwei gelben Holländern (Gelb ♀ No. 1 \times Gelb ♂ No. 5) ergab 12 gelbe und 2 Schildpatt. Indizium des heterozygotischen Zustandes des elterlichen Gelbs.

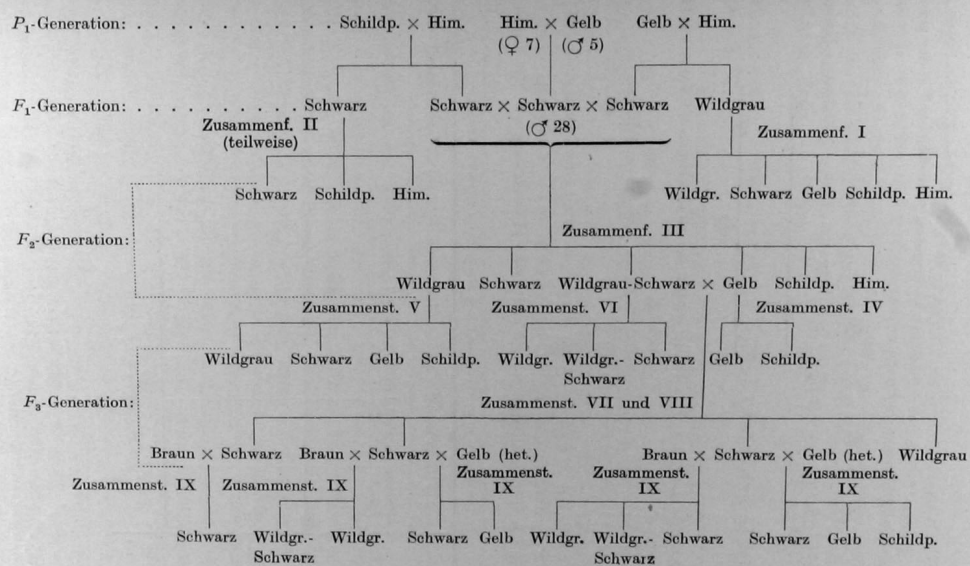
Die Rückkreuzung von Gelb ♂ No. 5 mit dem Schildpatt-Weibchen No. 3 ergab 2 gelbe und 3 Schildpatt. Weiteres Zeugnis dafür, daß Gelb ♂ No. 5 heterozygotisch war.

Schildpatt zeugte mit Schildpatt nur Schildpatt.

Drei Kreuzungen der gelben Holländer ♀ 1, ♀ 2 und ♂ 5 mit Russen: Him. ♂ No. 8 und ♀ No. 7 (Individualzucht!) ergaben im ganzen 14 wildgraue und 15 schwarze Nachkommen.

Hierzu ist zu bemerken, daß der akromelanistische, elterliche Russe, dessen Scheckigkeit rezessiv ist, den Faktor E eingeführt hat. Das Resultat der Kreuzung zeigt wieder, daß das elterliche Gelb heterozygotisch war.

Kreuzung von Schildpatt mit Himalaya. Da bei Schildpatt der Faktor My fehlt und da $M > L$, so ist zu erwarten, daß bei dieser Kreuzung nur schwarze Nachkommen entstehen. In der Tat traten in der F_1 -Generation bei zwei verschiedenen Kreuzungen nur schwarze Kaninchen auf (25 Exemplare).



F_2 - Generation.

Kreuzung von F_1 -Wildgrauen untereinander. 5 Versuche:

Da die F_1 -Wildgrauen *My my* und *E e* sind, so ist für die F_2 -Generation das Zahlenverhältnis 9 Wildgrau, 3 Schwarz, 3 Gelb und 1 Schildpatt zu erwarten. Daneben muß $\frac{1}{4}$ der gesamten Nachkommenschaft die Himalayazeichnung aufweisen.

Zusammenfassung der Ergebnisse (I).

F_2 - Generation	Wildgrau	Schwarz	Gelb	Schildpatt	Himalaya	n
Tatsächliches Ergebnis	57	27	15	5	29	133
	104					
Theoretische Erwartung	56,0	18,8	18,8	6,2	33,2	133
	99,8					

Kreuzung von F_1 -Wildgrau ♀ mit Himalaya ♂ (Rückkreuzung) 1 Versuch.

Tatsächliches Ergebnis: 2 Wildgrau, 1 Schwarz, 5 Himalayas.

Theoretische Erwartung: 2 „ 2 „ 4 „

Kreuzung von F_1 -Schwarzen untereinander (5 Versuche) und Kreuzung von F_1 -Schwarzen mit reinen Schildpatt-Kaninchen (7 Versuche) und reinen Himalayas (3 Versuche).

Zusammenfassung der Ergebnisse (II).

	♂ Schwarz F_1			♂ Schwarz F_1			♂ Schildpatt		♂ Himalaya	
	Schwarz	Schildp.	Him.	Schwarz	Schildp.	Him.	Schwarz	Schildp.	Schwarz	Him.
Schwarz F_1 ♀ ♀ ex Schildp. × Him.	8	4	2	16	4	7	13	11	5	6
Schwarz F_1 ♀ ♀ ex Gelb × Him.	2	—	3	—	—	—	6	14	5	4
Total										
Tatsächliche Beobachtung	10	4	5	16	4	7	19	25	10	10
Theoretische Erwartung	26 : 8 : 12 27,7 : 6,7 : 11,6						22	22	10	10

Wildgraue Kaninchen aus der Kreuzung von Schwarz × Schwarz.

Ein schwarzer Rammler (♂ No. 28) aus der Kreuzung eines Himalaya-Weibchens (♀ No. 7) mit einem gelben Bock (♂ No. 5) erwies sich als genotypisch verschieden von den gewöhnlichen Schwarzen. Es war ein rein einfarbig schwarzes Tier und zeigte trotz seiner Abstammung von einem Holländer-Vater keine Spur

von Weiß. Die Kreuzung dieses Rammlers (♂ No. 28) mit den schwarzen F_1 -Weibchen ergab ein auffallendes und gänzlich unerwartetes Resultat, da aus dieser Kreuzung von Schwarz mit Schwarz nicht nur die erwarteten Schwarzen und Schildpattfarbenen, sondern auch Gelbe und Wildgraue hervorgingen. Unter den Schwarzen zeichneten sich gewisse Individuen durch die Entwicklung einiger wildgrauer Haare aus, besonders in der Gegend am Vorderrücken, zwischen den Schulterblättern. Die Zahl der wildgrauen Haare war etwas variabel und im ganzen bei den Männchen größer als bei den Weibchen, und sie wurden erst in der dritten Woche nach der Geburt deutlich kenntlich.

Kreuzung des schwarzen F_1 -Männchens No. 28 mit gewöhnlichen schwarzen F_1 -Weibchen.

Zusammenfassung der Ergebnisse (III).

	Wildgrau	Schwarz	Wildgrau-Schwarz	?)	Gelb	Schildpatt	Himalaya
Schwarze F_1 -Weibchen ex Gelb \times Himalaya	16	42	15	5	12	12	28
Schwarze F_1 -Weibchen ex Schildpatt \times Himalaya	20	56	15	14	16	18	39
Total:	36	98	30	19	28	30	67
Inklusive (?):		15	4				
	36	113	34	—	28	30	67

Die hypothetische Erklärung dieser Vererbungserscheinungen stieß auf beträchtliche Schwierigkeiten, die der Verfasser durch fortgesetzte Versuche zu lösen versuchte. Erst nach drei Jahren fand er eine befriedigende Erklärung. Es wird leichter sein, unter den Gesichtspunkten dieses Erklärungsversuches dem Verlaufe der nachfolgenden Experimente zu folgen.

Zur Erklärung der Resultate aller jener Versuche, bei denen das schwarze F_1 -Männchen Nr. 28 oder seine Deszendenten eine Rolle spielen, zieht PUNNETT folgende Faktoren heran.

M_y , das Sprenkelungs-Gen oder das Agouti-Gen, unter dessen Einfluß Schwarz zu Wildgrau und Schildpatt zu Gelb wird (A bei PUNNETT).

E , das Ausdehnungs-gen, welches macht, daß sich die schwarze Farbe über den Körper ausbreitet, so daß Gelb zu Wildgrau und Schildpatt zu Schwarz wird.

P , das Pycnogen, der Konzentrationsfaktor, unter dessen Einfluß das verdichtete schwarze Pigment eine intensiver schwarze Färbung bedingt.

¹⁾ Die in der mit dem Fragezeichen bezeichneten Kolonne erwähnten Jungen starben zu früh, als daß man ihre Zugehörigkeit zu den rein schwarzen oder zu den wildgrau-schwarzen hätte bestimmen können. Nach dem Zahlenverhältnis der übrigen schwarzen wurden von den 19 Exemplaren dieser Kategorie 15 den rein schwarzen und 4 den wildgrau-schwarzen zugeteilt.

(Der Faktor, dessen Vorkommen oder Fehlen die Einfarbigkeit oder die Himalayazeichnung bedingt, kann in der vorliegenden Frage außer acht gelassen werden.)

Die Wirkung des Faktors P ist verschieden: 1. je nachdem er homozygotisch (PP) oder heterozygotisch (Pp) vorhanden ist und 2. je nachdem der Faktor E homozygotisch (EE) oder heterozygotisch vorkommt (Ee).

Kommt zu EE eine Dosis P , also $EEPp$, so entsteht Wildgrau-Schwarz (Fig. 139, S. 661).

Kommen zu EE zwei Dosen P , also $EEPP$, so entsteht Rein- und Vollschwarz.

Ist ein wildgraues Kaninchen mit Bezug auf E heterozygotisch, so ruft P , gleichviel ob homo- oder heterozyg., die gleiche Außenerscheinung hervor. Das Kaninchen wird vollschwarz.

Bei schwarzen Tieren bedingt das Vorhandensein von P keinen Unterschied. Wahrscheinlich kommt P bei Gelben und Schildpattfarbigen nicht vor.

Das Gen P ist nach der Annahme PUNNETS durch das Himalayaweibchen Nr. 7 eingeführt worden, dessen Differentialformel wahrscheinlich $PpEEmy my$ war. Der gelbe Rammler Nr. 5, mit dem es gepaart wurde, hatte die Formel $pp ee My my$. Von den Nachkommen dieses Paares hatte das Weibchen Nr. 27 (siehe Zusammenstellung I) offenbar die Differentialformel $pp Ee My my$ (aus $p E my \times p e My$). Der schwarze F_1 -Bock Nr. 28 hatte die Formel $Pp Ee My my$ (aus $PE my \times p e My$).

In der Versuchsreihe, deren Resultate sub III zusammengestellt sind, wurde der schwarze Bock Nr. 28 ($Pp Ee My my$) mit schwarzen F_1 -Weibchen gekreuzt, die offenbar alle die Erbformel $pp Ee my my$ hatten. Um das Zahlenverhältnis der Phänotypen dieser Versuchsreihe zu erklären, ist schließlich noch die Annahme nötig, daß bei der Gametenbildung des schwarzen Rammlers Nr. 28 die Gene P und E gekoppelt sind.

Unter dieser Voraussetzung war der Verlauf der Versuchsreihe III der folgende:

Schwarzes F_1 -Männchen Nr. 28 \times schwarze F_1 -Weibchen	
Erbformeln:	$Pp Ee My my$ $pp Ee my my$
Gameten:	$PE My$ $p p Ee my my$
	$PE my$ $p E my$
	$p e My$ $p e my$
	$p e my$

Wir erhalten nachfolgende Tabelle für die genotypische Konstitution der Nachkommen:

Tabelle 1.

$Pp EE My my$ Wildgrauschwarz	$Pp EE my my$ Schwarz	$pp e E My my$ Wildgrau	$pp e E my my$ Schwarz
$Pp Ee My my$ Schwarz	$Pp Ee my my$ Schwarz	$pp e e My my$ Gelb	$pp e e my my$ Schildpatt

Demzufolge müßte also die F_2 -Generation bestehen aus den Phänotypen Wildgrau, Schwarz, Grauschwarz, Gelb und Schildpatt im Zahlenverhältnisse 1 : 4 : 1 : 1 : 1.

Vergleich mit den empirischen Befunden (Zusammenfassung III).

Phänotypen:	Wildgrau	Schwarz	Grauschwarz	Gelb	Schildpatt
Empirischer Befund:	36	113	34	28	30
Theoretische Erwartung:	30,125	120,5	30,125	30,125	30,125

Die Übereinstimmung ist unter den etwas komplizierten Voraussetzungen des PUNNETT'schen Erklärungsversuches allerdings eine sehr große.

Wir referieren nun über die weiteren Versuchsreihen, die PUNNETT zur Prüfung seines Erklärungsversuches unternommen hat.

A. Paarung der F_2 -Gelben untereinander.

Annahme: $ppeeMymy \times ppeeMymy$

PUNNETT kreuzte zwei gelbe F_2 -♂ mit 7 F_2 -♀. Alle neun Tiere erwiesen sich, wie die ausführliche Zuchttabelle zeigt, als mit Bezug auf My heterozygotisch.

Zusammenfassung der Ergebnisse (IV) aller Versuche.

	Männchen B 111		Männchen E 31	
	Gelb	Schildpatt	Gelb	Schildpatt
7 Weibchen	73	29	3	1
Theoretische Erwartung:	76,5	25,5	3	1

B. Paarung der F_2 -Wildgrauen untereinander.

Annahme: $ppeEMymy \times ppeEMymy$.

5 Weibchen und 2 Böcke wurden gepaart. Die Ergebnisse (genaue Tabelle!) zeigen, daß alle 7 Tiere mit Bezug auf My heterozyg waren, und daß beide Böcke und sicher 4 von den 5 Müttern auch E heterozyg führten. Die Konstitution der 5. Mutter blieb unentschieden.

Zusammenfassung der Ergebnisse (V).

	Wildgrau	Gelb	Schwarz	Schildpatt
Tatsächliches Ergebnis:	46	12	13	4
Theoretische Erwartung:	42,1	14,1	14,1	4,7

C. Paarung der F_2 -Grauschwarzen (Fig. 139, S. 661) untereinander.

Annahme: $PpEEMyMy \times PpEEMyMy$.

Beide Eltern würden also vier Arten von Gameten bilden, nämlich $PEMy$, $PEmy$, $pEMy$ und $pEmy$, in gleicher Zahl. Wie bei der Konstruktion der Schachbrettabelle leicht festzustellen ist, müßten die drei Phänotypen Schwarz, Grauschwarz und Wildgrau im Zahlenverhältnis 7 : 6 : 3 entstehen. Gelbe und Schildpatt dürften sich nicht bilden.

Es wurden 11 F_2 -grauschwarze ♀ mit 4 F_2 -grauschwarzen ♂ gepaart. Über den Erfolg der einzelnen Paarungen liegt eine genaue Tabelle vor.

Zusammenfassung der Ergebnisse (VI).

	Schwarz	Grauschwarz	?	Wildgrau
Tatsächliches Ergebnis:	96	67	18	39
	11	7	—	39
Ergänzt Resultat:	107	74	—	41,25
Theoretische Erwartung:	96,25	82,5	—	42

Arnold Lang, Experimentelle Vererbungslehre.

D. Paarung von grauschwarzen F_2 -Männchen mit heterozygotisch-gelben F_2 -Weibchen.

Annahme: $PpEE My my \times ppee My my$.

Gameten:

$PE My$		
$PE my$		$pe My$
$pE My$	\times	$pe my$
$pE my$		

Welche Phänotypen aus diesen 8 verschiedenen Gametenpaarungen hervorgehen, zeigt die nachfolgende Schachbretttabelle 2.

Tabelle 2.

$PpEe My My$ Schwarz	$PpEemy My$ Schwarz	$pPEe My My$ Wildgrau	$pPEemy My$ Wildgrau
$PpEe My my$ Schwarz	$PpEemy my$ Schwarz	$pPEe My my$ Wildgrau	$pPEemy my$ Schwarz

Es sollen nur Schwarze und Wildgraue im Zahlenverhältnis 5 : 3 entstehen. PUNNETT paarte 3 Männchen mit 7 Weibchen und veröffentlicht die genaue Zuchttabelle. Wir begnügen uns mit der

Zusammenfassung der Ergebnisse (VII).

	Wildgrau	Schwarz
Tatsächliches Ergebnis:	24	48
Theoretische Erwartung:	27	45

E. Paarung von grauschwarzen F_2 -Weibchen mit heterozygotisch-gelben F_2 -Männchen.

Zu erwartender Verlauf wie bei Versuchsreihe D (reziproke Paarung). PUNNETT paarte 1 Männchen mit 5 Weibchen.

Zusammenfassung der Resultate (VIII).

	Wildgrau	Schwarz
Tatsächliches Ergebnis:	9	21
Theoretische Erwartung:	11,25	18,75

F. Paarung eines homozygen Schildpattmännchens mit acht grauschwarzen F_2 -Weibchen.

Annahme: $ppeemy my \times PpEE My my$.

Es wurden 8 grauschwarze F_2 -Weibchen mit einem homozygotischen Schildpatt-Rammler gekreuzt.

Zusammenfassung der Resultate (VIII).

	Wildgrau	Schwarz
Tatsächliches Ergebnis:	15	51
Theoretische Erwartung:	16,5	49,5

G. Synthese von Wildgrau führenden schwarzen Kaninchen.

Zunächst beruht die Annahme, daß es der äußeren Erscheinung nach rein schwarze Tiere gibt, welche das Gen für Wildgrau My führen, ausschließlich auf

dem genotypischen Verhalten des einzigen schwarzen F_1 -Männchens Nr. 28. Nun sagte sich PUNNETT, daß es, wenn seine Hypothese richtig ist, leicht möglich sein müsse, solche My -schwarze Kaninchen züchterisch-synthetisch aus dem vorhandenen Kaninchenmaterial seiner Zuchten zusammenzusetzen. Betrachtet man die Schachbrettabelle 2 (S. 658), so sieht man, daß von den 5 Schwarzen, welche durchschnittlich auf 8 Nachkommen aus der Kreuzung von Grauschwarz mit Gelb kommen, drei den Faktor My führen und zwar zwei heterozygotisch ($My\ my$) und einer homozygotisch ($My\ My$). Bei den beiden übrigen Schwarzen fehlt der Faktor My . Es gäbe nun ein einfaches Mittel, die My -Schwarzen nachzuweisen, nämlich das, die schwarzen Phänotypen mit einem rein schwarzen Tier von der nachgewiesenen genotypischen Konstitution $p\ p\ E\ E\ my\ my$ zu kreuzen. Aber es stand PUNNETT kein solches Tier zur Verfügung. Er benutzte deshalb zur Analyse einen braunen Rammler, der vorher kreuzungsanalytisch als mit Bezug auf E homozygotisch nachgewiesen worden war, aber nachgewiesenermaßen weder den Faktor My noch den Faktor P enthielt (also auch $p\ p\ E\ E\ my\ my$ ohne M). In dieser Weise hat PUNNETT 13 schwarze weibliche Nachkommen aus der Kreuzung Grauschwarz \times Gelb analysiert mit dem Resultat, daß sich drei als $My\ My$, vier als $My\ my$ und die übrigen sechs als $my\ my$ erwiesen.

* Die ganze Fragestellung und Versuchsanordnung sind so lehrreich, daß wir den Verlauf dieses Zuchtversuches mit mehr Einzelheiten mitteilen wollen.

Zusammenstellung (IX a).

Nachgewiesene Erbformeln der 13 schwarzen ♀	Braunes ♂ $p\ p\ E\ E\ my\ my$			
	Schwarz	Grauschwarz	Grau	(Him.)
1. } $P\ p\ E\ e\ My\ My$	—	4	3	(3)
2. } $P\ p\ E\ e\ My\ My$	—	4	5	(4)
3. } $P\ p\ E\ e\ My\ My$	—	(1 ?)	5	—
4. } $P\ p\ E\ e\ My\ my$	6	—	1	—
5. } $P\ p\ E\ e\ My\ my$	3	—	1	(4)
6. } $P\ p\ E\ e\ My\ my$	1	2	1	(1)
7. } $P\ p\ E\ e\ my\ my$	2	1	—	—
8. } $P\ p\ E\ e\ my\ my$	10	—	—	—
9. } $P\ p\ E\ e\ my\ my$	11	—	—	—
10. } $P\ p\ E\ e\ my\ my$	9	—	—	—
11. } oder	5	—	—	—
12. } $p\ p\ E\ e\ my\ my$	7	—	—	(2)
13. } $p\ p\ E\ e\ my\ my$	5	—	—	—

Gleichzeitig kreuzte PUNNETT mit solchen schwarzen Weibchen auch 5 schwarze Männchen, von denen sich eins als $My\ My$, 2 als $My\ my$ und 2 als $my\ my$ erwiesen. Im ganzen wurden also 18 schwarze Nachkommen aus der Kreuzung von Grauschwarz mit Gelb kreuzungsanalytisch auf das Vorhandensein von My geprüft. Das tatsächliche Ergebnis stimmt nahe mit der theoretischen Erwartung überein, wie nachfolgende Zusammenstellung zeigt.

	$My\ My$	$My\ my$	$my\ my$
Tatsächliches Ergebnis:	4	6	8
Theoretische Erwartung:	3,6	7,2	7,2

H. Experimentelle Prüfung der Annahme der Koppelung von *P* und *E*.

Wenn *P* und *E* bei der Gametenbildung der Grauschwarzen gekoppelt sind, so entstehen, falls sie *My* heterozygotisch führen (*My my*), die vier Gameten-sorten *P E My*, *P E my*, *p e My* und *p e my*. Falls aber *My* homozygotisch vor-kommt, entstehen nur die beiden Gametenformen *P E My* und *p e My*. Wenn der-artige Tiere mit gelben oder schildpattfarbigen gekreuzt werden, so müssen sie gelbe, dürfen aber keine wildfarbige Nachkommenschaft erzeugen. Da bei einem der Eltern bei solchen Kreuzungen das Gen *E* fehlt, so dürfen keine grauschwarze Nachkommen entstehen, deren Formel ja *P p E E My my* ist.

In der nachfolgenden Tabelle ist das Resultat der Kreuzung der 7 *My* führen-den schwarzen Weibchen (siehe Zusammenstellung IX a, 1–7) mit einem hetero-zygotisch gelben Männchen zusammengestellt.

Zusammenstellung IX b.

<i>My</i> -führende, schwarze Weib- chen aus der Kreuzung von Grauschwarz mit Gelb	Heterozygotisches gelbes Männchen <i>p p e e My my</i>				
	Schwarz	Wildgrau	Gelb	Schildpatt	(Him.)
1.)	2	—	2	—	(1)
2.) <i>P p E e My My</i>	1	—	2	—	—
3.)	2	—	4	—	—
4.)	4	—	1	1	—
5.) <i>P p E e My my</i>	1	—	1	1	(1)
6.)	3	—	2	2	(1)
7.)	2	—	4	3	(1)
	15	—	16	7	(4)

Wie man sieht, sind in der Tat schwarze (15), gelbe (16) und schildpattfarbige (7) Nachkommen entstanden, aber keine wildgrauen.

PUNNETT hat auch *My* führende schwarze Männchen mit Schildpatt-Weibchen gekreuzt und erhielt im ganzen 15 schwarze, 9 gelbe und 2 schildpattfarbige Junge, aber keine grauen.

Alle diese Befunde sprechen in der Tat für Koppelung, und zwar für vollständige, der Gene *P* und *E*. Der Fall gehört zu den bis jetzt sehr seltenen, wo bei der Koppelung die Geschlechtsfaktoren keine Rolle spielen.

I. Die braunen Kaninchen.

PUNNETT hatte den oben erwähnten braunen Rammler 1910 von HAGEDOORN aus Holland erhalten, wo diese Varietät, nach HAGEDOORN, vor etwa zwölf Jahren neu aufgetreten ist. Das Tier war heterozygotisch mit Bezug auf die Hima-laya-Zeichnung. (Der Stammvater der Varietät war ein braunnasiger Himalaya-Rammler). PUNNETT bestätigt auf Grund verschiedener Zuchtversuche, daß Braun zu Schwarz hypostatisch (rezessiv) ist. Er hat durch Kreuzungszucht (Anzüchtung des Sprenkelungsfaktors *My*) aus dem Braun („Chocolate“) das Zimt-grau („cinnamon Agouti“) hervorgebracht und auch das Verwaschenbraun oder Orange (HAGEDOORN) („dilute Chocolate“) durch Elimination des Faktors *E*. Diese Farbe ist heller, reicher („clearer, richer“) als das gewöhnliche Gelb der Kaninchen.

Auch der Bauch ist orange-
farbig, während er bei
„dilute Cinnamon“ weiß ist.

Eine weitere Form in
der Reihe der Braunen ist
die tief zimtfarbige „deep
cinnamon“. Bei ihr ist der
Faktor *P* heterozygotisch
vorhanden (*Pp*). Sie nähert
sich stark der reinbraunen
Form. Die *PP*-Form sieht
vielleicht — sie ist nicht
gezüchtet worden — rein
braun aus.

Von Interesse ist fol-
gende Feststellung von
PUNNETT. Die grauschwarze
Form *Pp Mm* (Fig. 139 A)
sieht deutlich anders aus
als die grauschwarze Form
Pp MM (Fig. 139 B). Bei
der ersteren ist der graue
Charakter viel deutlicher
und gleichmäßiger auf das
ganze Haarkleid verteilt.

PUNNETT stellt fol-
gende vergleichende Tabelle
der abgestuften Farben-
phänotypen der schwarzen
und der braunen Haarfarbe
beim Kaninchen auf.

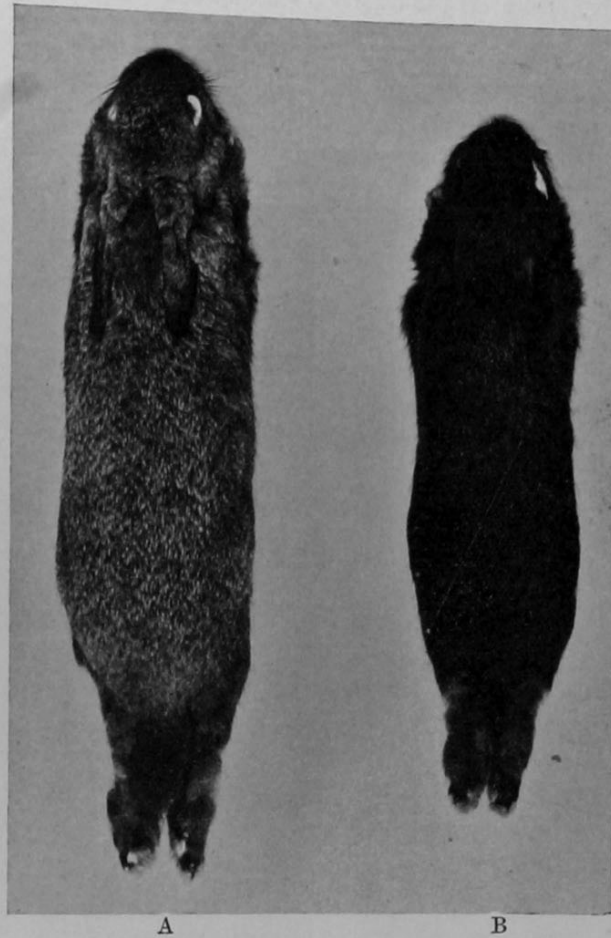


Fig. 139.

A Ein grauschwarzer („agouti-black“) Kaninchenbalg mit hetero-
zygotischem Schwarz *Mm*, und B ein grauschwarzer Balg mit
homozygotischem Schwarz *MM*. Nach R. C. PUNNETT, 1912.

Schwarze Reihe = <i>M</i> -Reihe		Braune Reihe = <i>m</i> -Reihe	
Wildgrau	<i>My My M M E E p p</i>	Zimtgrau	<i>My My m m E E p p</i>
Schwarz	<i>my my M M E E p p</i> oder <i>My My M M E E P P</i> oder <i>My My M M E e P p</i>	Braun („chocolate“)	<i>my my m m E E p p</i>
Gelb	<i>My My M M e e P p</i> <i>My My M M e e p p</i>	Verwaschen zimtgrau („dilute cinnamon“)	<i>My My m m e e p p</i>
Schildpatt	<i>my my M M e e p p</i>	Orange	<i>my my m m e e p p</i>
Grauschwarz	<i>My my M M E E P p</i> oder <i>My my M m E E P p</i>	Tief zimtgrau	<i>My my m m E E P p</i>

K. Die Himalaya-Zeichnung. (Fig. 136, S. 638; Fig. 140 A, B.)

Wir wiederholen zunächst, daß PUNNETT bestätigt hat, daß die Himalaya-Zeichnung zu Einfarbigkeit hypostatisch (rezessiv) ist und über vollständigen Albinismus dominiert.

PUNNETT hat sodann festgestellt, daß die Himalaya-Zeichnung in jeder Farbe

vertreten sein kann, die bei den einfarbigen Kaninchen vorkommt. Es gibt also schwarze (Fig. 140 A), braune, wildgraue (Fig. 140 B) usw. Himalayas.

Er tritt in nähere Einzelheiten ein. Hier sei nur erwähnt, daß die Himalayas kein Gelb aufweisen. Ein „himalayasiertes“ wildgraues Kaninchen beispielsweise enthält an den peripheren Stellen in den Haaren nur das Schwarz der Wildgrauen; das Gelb derselben ist farblos. Ein Freund PUNNETTS, T. H. RICHES, kreuzte ein gewöhnliches, schwarz gezeichnetes Himalayakaninchen mit einem „Black-and-Tan“-Kaninchen (Fig. 141). Er erhielt in der F_2 -Generation normale, schwarz gezeichnete Himalayas und „himalayasierte“ „Black-and-Tans“, bei denen an den peripheren Stellen das Gelb durch Weiß ersetzt war.

Zum Schlusse macht PUNNETT noch Bemerkungen im Zusammenhang mit CASTLES Mosaik-Himalaya-Kaninchen. Kreuzt man Himalayas mit Holländern, so ist die Mehrzahl der farbigen Tiere der F_2 -Generation in größerer oder geringerer Ausdehnung mit Weiß gezeichnet. Solche, sehr variable weiße Abzeichen findet man auch an den farbigen Stellen der F_2 -Himalayas aus solchen Kreuzungen. Die Erforschung der Erbliehkeitsverhältnisse solcher und ähn-

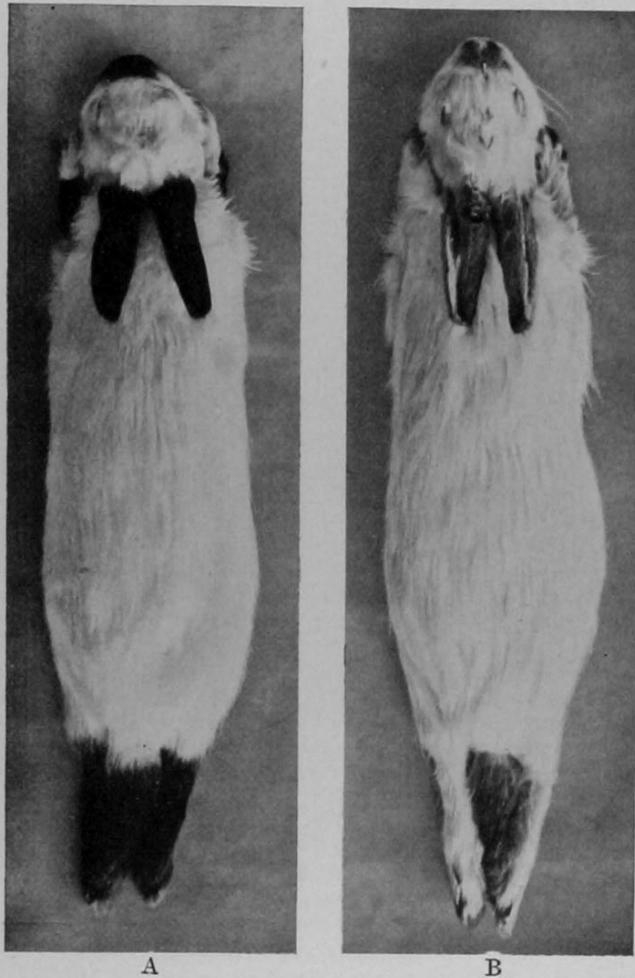


Fig. 140.

A Balg eines schwarzen Russen, akromelanistisches Himalayakaninchen. B Grauer Russe, Himalayakaninchen mit peripherem Grau. Nach R. C. PUNNETT, 1912.

licher Abzeichen hat PUNNETT bis jetzt noch nicht zu Ende geführt.

PUNNETTS experimentelle Untersuchung über die Haarfarbe der Kaninchen, über die wir hier referiert haben, ist zweifellos, was Methode und Fragestellung anbetrifft, eine der sorgfältigsten, lehrreichsten und findigsten auf zoologischem Gebiete.

V. Haecker (1912) stellte Kreuzungsversuche mit den uns schon wohl bekannten „akromelanistischen“ Himalaya- und den Black-

and-Tan-Kaninchen an. Letztere (Fig. 141) bilden insofern eine Art von negativem Gegenstück zu den ersteren, als sie bei schwarzer Grundfarbe lohfarbige (hellrostbraune) und weiße Abzeichen, z. T. an den gleichen Stellen wie die Himalayas die schwarzen, besitzen. Der Verfasser operierte mit vier Himalayas (1 ♂ und 3 ♀), die nach Kontrollversuchen als rein betrachtet werden durften, und mit einem Black-and-tan-Pärchen.

Von beiden reziproken Kreuzungen erhielt HAECKER 14 F_1 -Bastarde. In dieser ziemlich, jedoch nicht vollständig uniformen F_1 -Generation dominiert unvollständig

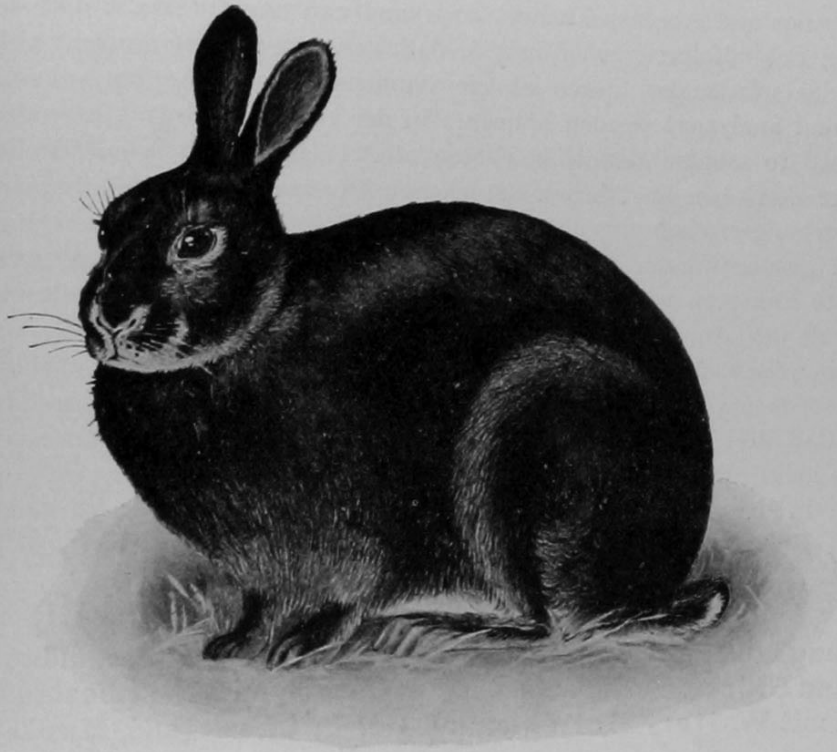


Fig. 141.

„Black-and-Tan“-Kaninchen. Lohfarbig gezeichnetes schwarzes Kaninchen.
Nach der Farbentafel in ARTHUR WULF, Rasse-Kaninchenzucht.

die Black-and-Tan-Färbung. An Stelle der ausgedehnten lohfarbigen tritt eine reduzierte gelbliche Zeichnung.

Von der F_2 -Generation wurden in vier Würfen 15 Individuen erzielt, nämlich 8 (abgeänderte) Black-and-Tans, 2 schwarze und 5 (abgeänderte) Himalayas.

Die abgeänderten Black-and-Tans entsprechen den F_1 -Heterozygoten.

Die abgeänderten F_2 -Himalayas sind von den reinrassigen Tieren dadurch unterschieden, daß sie in der weißen Umrandung der Nasenlöcher und in der geflammten Zeichnung der Pfoten ausgesprochene Erbteile der Black-and-Tans mit sich führen, und daß die Ohren bis auf eine schwarze Wurzelbinde weißlich und grau gefärbt sind.

HAECKER hat auch F_1 -Bastarde mit Himalayas zurückgekreuzt und in zwei Würfen 3 Black-and-Tans (vom Typus der F_1 - und F_2 -Tiere) und 5 Himalayas (vom Typus derjenigen der F_2 -Generation) erhalten.

Wir können die im Dezember 1912 und März 1913 erschienenen beiden Schriften von **James Wilson** nur noch kurz erwähnen. Sie enthalten übrigens keine neuen eigenen Untersuchungen. In der ersten Schrift: „Unsound Mendelian Developments“ usw. sucht JAMES WILSON an der Hand der Resultate verschiedener Vererbungsuntersuchungen aus der Zoologie und Botanik zu zeigen: 1. daß die „Presence and Absence Theory“ ungesund und unwahr ist; 2. daß sie zu irrtümlichen Schlußfolgerungen führt; 3. daß Vererbungserscheinungen, auf die sie angewendet worden ist, durch die gewöhnliche MENDELSche Formulierung dargestellt und analysiert werden können. In der zweiten Schrift „Inter-alternative as opposed to coupled Mendelian Factors etc.“ sucht WILSON seine Anschauungen gegenüber den oben ausführlich dargelegten PUNNETTschen Erklärungsversuchen von Vererbungserscheinungen beim Kaninchen, speziell der Erblchkeitsverhältnisse der grauschwarzen Haarfarbe, zu demonstrieren. Während PUNNETT drei dominante Faktoren wirken läßt und ihnen ihr Fehlen gegenüberstellt und während er zu der Annahme genötigt ist, daß zwei derselben gekoppelt sind, will WILSON beweisen, daß zur Erklärung weder die Annahme einer Koppelung, noch die „Presence and Absence“-Theorie nötig sind, und daß die einzige Annahme genügt, daß drei von den fünf in Betracht fallenden Faktoren inter-alternativ sind, das heißt, daß jeder dieser drei Faktoren sich mit jedem der beiden anderen Faktoren in der Weise paaren kann, wie sich die beim Rinde vorkommenden Faktoren Rot, Schwarz und Weiß mit jeder der anderen Farben kombinieren können.

II. Bildung konstanter, intermediärer Bastardformen. Ohrenlänge. Gewicht und Größe des Körpers. Dimensionen von Skelettbestandteilen. Castle mit Walter, Mullenix und Cobb; Castle and MacDowell.

a) Die Ohrenlänge.

Im Jahre 1905 hatte **W. E. Castle** in vorläufigen Mitteilungen angekündigt, daß seine experimentellen Untersuchungen über die Vererbung der Ohrenlänge bei Kaninchen das Resultat ergeben hätten, daß die Ohrenlänge den Regeln der intermediären Vererbung („blending inheritance“) folge, und daß die intermediäre Ohrenlänge bei den Nachkommen der Bastarde sich konstant erhalte. Dieses Untersuchungsergebnis war äußerst wichtig, da die Bildung von konstanten, intermediären Bastarden (Blendlingen) zwischen Rassen oder Varietäten wenigstens im Tierreich in keinem einzigen Falle ganz sicher nachgewiesen war. Inzwischen (1909) ist nun unter Mitwirkung von **H. E. Walter**, **R. C. Mullenix** und **S. Cobb** die mit Spannung erwartete ausführliche Arbeit, welche die speziellen experimentellen Belege enthält, erschienen. Diese Belege liefern den unzweifelhaften Beweis für das tatsächliche Vorkommen der angekündigten Vererbungsform oder wenigstens einer mit ihr scheinbar nahe übereinstimmenden. CASTLE kreuzte sogenannte

Widderkaninchen (Fig. 142 und 147, S. 671) mit langen Hängeohren mit gewöhnlichen kurzohrigen Kaninchen, züchtete die Bastarde mehrere Generationen weiter und machte auch verschieden kombinierte Rückkreuzungen.

Die Widderkaninchen (Fig. 142 und 147) zeichnen sich in erster Linie durch die enorme Länge der Ohren aus, welche jederseits am Kopfe so herunterhängen, daß sie den Boden berühren und auf demselben bei der Ortsbewegung nachgeschleppt werden. Auch der Schwanz der Widderkaninchen ist von ungewöhnlichen Dimensionen. Die Widder gehören überdies zu den allergrößten Kaninchenrassen. CASTLE glaubt indes, daß die Körpergröße und Schwanzlänge nur unbeabsichtigte Nebenergebnisse der Selektionszucht langohriger Tiere seien, denn es sei eine Regel, daß unter den Widderkaninchen die größten Exemplare die längsten Ohren aufweisen.

Ein einziges Paar Widderkaninchen bildete das Ausgangsmaterial für Langohrigkeit. Die Paarung derselben blieb in den meisten Fällen resultatlos. Ein ein-

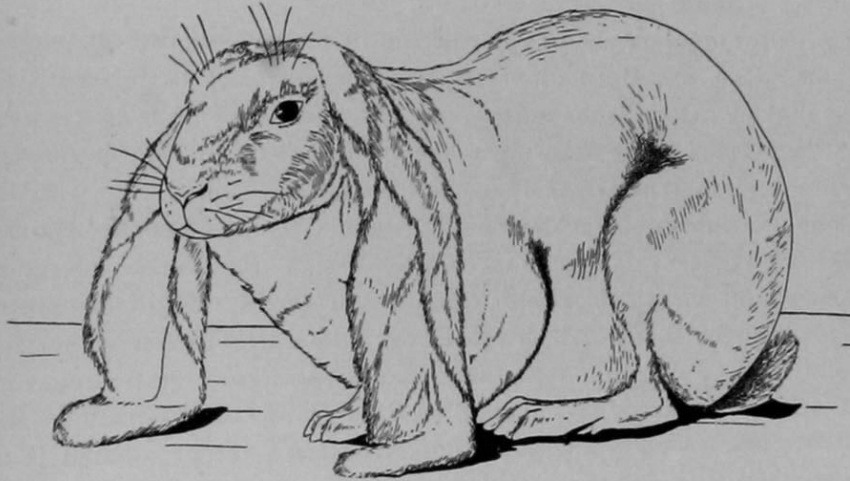


Fig. 142.

Englisches Widderkaninchen. Nach der Farbentafel in ARTHUR WULF, Rasse-Kaninchenzucht.

ziger Wurf von 2 Jungen konnte großgezogen werden. Sie stimmten in der Körpergröße und Ohrenlänge mit den Eltern überein. Das eine der beiden Jungen war ein Männchen (♂ 179), das andere ein Weibchen (♀ 180). Das Männchen 179 wurde vielfach zu Zuchtversuchen verwendet und zeugte unter anderem auch mit der eigenen Mutter einen Wurf von 5 Jungen, von denen aber nur eines das Alter von 20 Wochen erreichte. Das Weibchen 180 gebar trotz verschiedener Parungen nur zweimal Junge. Der eine Wurf ging frühzeitig zugrunde. Von dem andern Wurf von 3 Jungen aus der Paarung mit dem Bruder 179 konnten 2 Männchen großgezogen werden, von denen das größere, obschon scheinbar gesund, bei Zuchtversuchen gänzlich versagte. Das kleinere wurde nicht verwendet. Von 5 reingezüchteten Widdern erwiesen sich also zwei (ein Männchen und ein Weibchen) als unfruchtbar, der eine ganz, der andere in weitgehendem Maße. Auch unter den weiblichen Bastardnachkommen des verwendeten Widderstammes waren einige wenige unfruchtbar. In keinem anderen Kaninchenstamme dagegen wurde bei den ausgedehnten Zucht-

experimenten Unfruchtbarkeit festgestellt. Die besondere Form des Auftretens der Unfruchtbarkeit in den verschiedenen Generationen von Bastardnachkommen des Widderstammes läßt der Vermutung Raum, daß die Neigung zu Unfruchtbarkeit auf einem negativen (rezessiven) MENDELSchen Faktor beruht, der bei Kreuzung in der F_1 -Generation nicht zur Manifestation gelangt. (Man vergleiche die ähnlichen Erscheinungen bei *Drosophila*). Da die Widderkaninchen Produkte extremer Inzucht sind, so ist CASTLE geneigt, die Inzucht in hohem Maße für das Auftreten der Unfruchtbarkeit verantwortlich zu machen.

Die Erblichkeitsverhältnisse der Widderohren lassen, nach CASTLE, keinen Zweifel darüber aufkommen, daß sie ganz allmählich durch lange fortgesetzte selektive Züchtung bei beständiger Inzucht zustande gekommen sind. Jede Fremdkreuzung mit kurzohrigen Kaninchen würde ja den Verlust der Hälfte des Terrains bedeuten, das der Züchter durch Selektion erobert hatte.

Wachstum der Ohren. Bei der Geburt sind die Ohren noch ganz unentwickelt. Erst mit 5—8 Monaten erreichen sie ihre definitive Größe. Mit 20 Wochen sind sie jedoch schon sehr vorgerückt, und es wäre dies ein sehr günstiger Zeitpunkt für vergleichende Messungen, wenn nicht der Fall häufig genug einträte, daß Individuen eines Wurfs vor diesem Alter zugrunde gehen. Es wurden deshalb wöchentliche Messungen in größerem Maßstabe (70 verschiedene Würfe mit im ganzen 341 Individuen) vorgenommen, welche sich auf das Körpergewicht, die Maximallänge und maximale Breite des rechten Ohres und die Spannweite der beiden Ohren bezogen, d. h. auf den Abstand der beiden Ohrspitzen bei horizontal ausgestreckten Ohren. So konnten die gefundenen Werte zur Herstellung von Wachstumskurven für das Körpergewicht und die Ohrenlänge aller einzelnen Individuen verwendet werden. Der Verlauf einer ersten Teilstrecke einer solchen Wachstumskurve bei frühzeitigem Tode kann bis zu einem gewissen Grade Aufschluß über die mutmaßliche Länge geben, welche die Ohren bei ungestörtem Wachstum erreicht hätten. — Alle Wachstumskurven für die Ohrenlänge (sie beginnen von der 2. Woche nach der Geburt an) sind — dies gilt sowohl für die kurzen, wie für die langen Ohren — nach oben konvex, d. h. die tägliche Zunahme der Ohrenlänge wird bei zunehmendem Alter beständig geringer. In einer Voruntersuchung kontrollierten CASTLE und seine Mitarbeiter zunächst die Erblichkeits- und Variationsverhältnisse der Ohrenlänge und des Körpergewichts bei Reinzucht einerseits der Kurzohrrassen und andererseits des Langohr- oder Widderstammes. Die Ohrenlänge bei den verwendeten Kurzohren bewegte sich ungefähr in den Grenzen von 105—115 cm. Die Versuche ergaben mit völliger Sicherheit, daß bei Reinzucht von Kurzohren sich die Ohrenlänge konstant erhält. Die Modifikationsweite (Weite oder Breite der fluktuierenden Variabilität) ist bei den Nachkommen nicht größer als bei den elterlichen Rassen und übersteigt 10 mm nicht. — Wir begnügen uns damit, zwei Beispiele zu zitieren.

Erstes Beispiel. Die Kreuzung eines Weibchens von 115 mm Ohrenlänge mit einem 110 mm-Männchen ergab in 2 Würfen 10 Junge, deren Ohrenlänge im Alter von 14–20 Wochen betrug:

1. Exemplar im Alter von 20 Wochen	107 mm
2. „ „ „ „ 20 „	111 „
3. „ „ „ „ 20 „	115 „
4. „ „ „ „ 20 „	113 „
5. „ „ „ „ 20 „	106 „
6. „ „ „ „ 20 „	111 „
7. „ „ „ „ 14 „	110 „
8. „ „ „ „ 16 „	110 „
9. „ „ „ „ 14 „	114 „
10. „ „ „ „ 14 „	115 „

Zweites Beispiel. Interessant ist auch das Resultat einer Kreuzung eines gewöhnlichen, kurzohrigen, kleinen Kaninchenmännchens (♂ 56) mit einem Weibchen der belgischen Rasse (♀ 413). Die Belgier sind eine ziemlich große Rasse¹⁾. Ihre Ohren sind, obschon vom kurzen Typus, doch merklich länger als die der gewöhnlichen, kleinen Kaninchen. Die Ohrenlänge der belgischen Mutter betrug 118 mm, die des Vaters 102 mm, somit der Durchschnitt zwischen den beiden persönlichen Ohrenlängen der Eltern 110 mm.

5 Junge zeigten folgende Ohrenlängen:

1. Exemplar im Alter von 21 Wochen	102 mm
1. „ „ „ „ über einem Jahre	105 „
2. „ „ „ „ 21 Wochen	111 „
3. „ „ „ „ 21 „	108 „
4. „ „ „ „ 21 „	108 „
4. „ „ „ „ über einem Jahre	110 „
5. „ „ „ „ 21 Wochen	108 „

Die Ohrenlängen der Jungen sind somit in frappanter Weise intermediär mit einer sehr geringen Modifikationsbreite.

Reinzucht von Langohren (Widderkaninchen). Das Material ist ziemlich spärlich, wegen der großen Neigung zur Unfruchtbarkeit. Aber die Zuchtergebnisse sind doch so konkordant, daß sie mit Sicherheit die Konstanz der Ohrenlänge bei Reinzucht erkennen lassen. Die Ohrenlängen der Jungen fluktuieren um die mittlere Ohrenlängen der Eltern. Doch ist die Modifikationsbreite beträchtlicher als bei den Kurzohren. Sie beträgt 20 mm (vielleicht sogar 30 mm).

¹⁾ Ich habe nicht genau festzustellen vermocht, zu welcher Rasse das von CASTLE als „Belgian hare“ bezeichnete Kaninchen gehört. Das in England so genannte Kaninchen ist unser Belgisches Hasenkaninchen (Fig. 137, S. 640), welches etwas größer und schwerer ist (3¼–4½ kg) als die gewöhnlichen kurzohrigen kleinen Rassen (2–3 kg). Die Farbe des belgischen Hasenkaninchens, das am meisten dem Feldhasen gleicht, ist aber rostrot-grau oder fuchsgrau, während CASTLE seinen „Belgian hare“ einfach grau („gray“) nennt. CASTLES Abbildung (nach einer Photographie) scheint mir dagegen doch wieder am meisten auf ein Hasenkaninchen hinzuweisen. Für ein belgisches Riesenkaninchen (Fig. 133, S. 618 Gewicht 5–7 kg) ist das Tier zu klein, zu leicht und zu hochbeinig.

Beispiel. Eltern: a) ein Widderweibchen von 225 mm Ohrenlänge und b) ein Widdermännchen, der Sohn von a, mit einer Ohrenlänge von 210 mm. Mittlere Ohrenlänge der beiden Eltern 217,5 mm. Ohrenlängen von 5 Jungen gemessen im Alter von 14–20 Wochen:

{1. Exemplar im Alter von 14 Wochen 220 mm}						
1.	„	„	„	20	„	223 „
2.	„	„	„	14	„	200 „
3.	„	„	„	14	„	215 „
4.	„	„	„	14	„	220 „
5.	„	„	„	14	„	190 „

Dieses letztere Exemplar (No. 5) war von Anfang an viel kleiner als die Wurfgeschwister.

Nach Feststellung der Tatsache, daß die Ohrenlänge bei Reinzucht von Kurzhoren sowohl als von Widdern konstant bleibt, das heißt, bei den Nachkommen um die mittlere Ohrenlänge der Eltern pendelt, innerhalb einer extremen Modifikationsweite, welche bei den Kurzhoren im Maximum ca. 10 mm, bei den Langhoren 30 mm beträgt, werden die Resultate folgender verschiedener Kreuzungen mitgeteilt:

1. Kreuzung. Vollblut-Widderweibchen \times Vollblut-Kurzhormännchen.
2. Kreuzung. Vollblut-Kurzhorweibchen \times Vollblut-Widdermännchen.
3. Kreuzung. Belgisches Kaninchen ♀ \times Vollblut-Widdermännchen.
4. Kreuzung. Vollblut-Widderweibchen \times Halbblut-Widdermännchen.
5. Kreuzung. Halbblut-Widderweibchen \times Vollblut-Widdermännchen.
6. Kreuzungen von Halbblut-Widderkaninchen untereinander.
7. Kreuzungen von Dreiviertelblut-Widderkaninchen.
8. Kreuzung. Einviertelblut-Widderkaninchen \times Vollblut-Kurzhormännchen.
9. Kreuzung. Einviertelblut-Widderkaninchen \times Dreiviertelblut-Widderkaninchen.

Bevor die Verfasser die Ergebnisse dieser Kreuzungsversuche zusammenfassen, machen sie in sehr besonnener Weise auf Fehlerquellen aufmerksam, welche die Sicherheit derselben beeinflussen können und die gewisse Vorbehalte angebracht erscheinen lassen. Sie heben auch einige Unvollständigkeiten der Versuchsreihen hervor.

1. Die Ohrenlänge wird modifiziert durch äußere Bedingungen, wie Qualität und Menge der Nahrung während der ersten 20 Wochen. Auch war die Qualität der Nahrung nicht zu allen Jahreszeiten genau die gleiche.

2. Die Zahl der Jungen eines Wurfes beeinflußt die Ohrenlänge indirekt deshalb, weil bei zahlreichen Jungen das einzelne während der Laktationsperiode weniger Nahrung bekommt, als wenn die Mutter nur ganz wenige säugt.

3. Bei Züchtern ist der Glaube verbreitet, daß die Einwirkung einer warmen und feuchten Atmosphäre während der Wachs-

tumsperiode die Entwicklung langer Ohren begünstigt. CASTLE hat diese Annahme nicht genau geprüft, glaubt aber, daß die Faktoren Wärme und Feuchtigkeit viel weniger wirksam sind als reichliche Ernährung.

5. Die Wachstumsperiode der kleinen Kurzohrkaninchen ist kürzer als die der großen Rassen. Messungen, die in einem bestimmten Alter vorgenommen werden, sind deshalb nicht völlig vergleichbar. Mißt man beispielsweise die Ohrenlänge bei 20 Wochen alten Kaninchen, so haben die Kurzohren vielleicht fast schon ihre definitive Länge erreicht, während die Langohren noch weiter wachsen.

6. Blutauffrischung durch Kreuzung ganz verschiedener Rassen wird zur Entstehung von außergewöhnlich kräftigen Jungen führen, bei denen beträchtlichere Größe und Schwere auch eine ansehnlichere Ohrenlänge bedingen. Diese positive Modifikation wird in späteren Generationen wieder verschwinden. Es ist überhaupt die Tatsache zu berücksichtigen, daß die Nachkommen von extremen Plus- oder Minusmodifikanten meist wieder um das Mittel des Biotypus fluktuieren, dem die Eltern angehören. Ihr persönlicher Überschuß oder ihr persönliches Defizit kommt bei den Jungen unter normalen Durchschnittsverhältnissen nicht zur Geltung.

7. Krankheit alteriert und unterbricht häufig den normalen Verlauf des Wachstums, oft derart, daß die Beobachtungen unverwendbar werden.

Bei aller Vorsicht in der Verwertung des statistisch-empirischen Materials dürfen, nach CASTLE, doch folgende Ergebnisse der verschiedenen Reihen von Kreuzungsversuchen als gesichert gelten.

1. Kreuzung von Kaninchen mit verschieden langen Ohren ergibt eine Nachkommenschaft mit intermediärer Ohrenlänge, welche um die mittlere Ohrenlänge der Eltern pendelt oder fluktuiert.

2. Das Geschlecht hat keinen Einfluß auf die Vererbung der Ohrenlänge. Reziproke Kreuzungen ergeben das gleiche Resultat.

3. Die intermediäre Ohrenlänge der Mischlinge erhält sich bei der Weiterzucht derselben, bleibt in der Nachkommenschaft konstant. Die F_2 -Generation ist in der Regel nicht mehr und nicht minder variabel als die F_1 -Generation und von einem Wiederauftreten der charakteristischen Ohrenlängen der großelterlichen Ausgangsformen (P_1 -Generation) in der F_2 -Generation ist keine Rede.

4. Die Modifikationsbreite der Ohrenlänge der Hybriden ist meist intermediär zwischen den Modifikationsbreiten der Ohrenlängen der beiden elterlichen Typen.

Wir wählen zur Illustration aus den verschiedenen tabellarischen Übersichten der Kreuzungsergebnisse einige wenige Beispiele aus.

1. Beispiel. Kreuzung eines Vollblut-Langohrweibchens von 225 mm Ohrenlänge mit einem Vollblut-Kurzohrmännchen von 105 mm Ohrenlänge. Ohrenlänge der Eltern im Mittel 165 mm. 8 Junge von einer Durchschnitts-ohrenlänge von 146,4 mm. Der extremste Plusmodifikant hatte eine Ohrenlänge von 153 mm, der



Fig. 143.

Kurzohriges, langhaariges Russenkaninchen (Himalaya-Angora)
♂ 45. Nach CASTLE u. Mitarb. 1909.

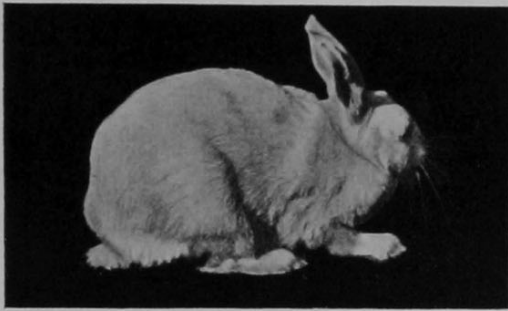


Fig. 144.

Kurzohriges, albinotisches Kaninchen ♀ 269.
Nach CASTLE u. Mitarb. 1909.



Fig. 145.

Ein Wurf von vier Kaninchen aus der Kreuzung von Kurzohr
♀ 269, Fig. 144, und Langohr ♂ 179, Fig. 147. Drei sind
grau, eins ist schwarz. Alle vier haben intermediär lange
Ohren. Nach CASTLE u. Mitarb. 1909.

extremste Minusmodifikant eine solche von 138 mm. Modifikationsweite 15 mm. Die Nachkommenschaft zeigt also intermediäre Ohrenlänge, die sich indes mehr der Ohrenlänge des kurzohrigen Elters annähert.

2. Beispiel. Reziproke Kreuzung. Kreuzung eines weiblichen Vollblutkurzohres von 100 mm Ohrenlänge mit einem männlichen Vollblutwidderr von 210 mm Ohrenlänge. Mittlere Ohrenlänge der Eltern 155 mm. 6 Junge zeigten im Alter von 20 Wochen eine durchschnittliche Ohrenlänge von 148,8 mm. Der extremste Plusmodifikant zeigte eine Ohrenlänge von 150 mm, die

extremsten Minusmodifikanten eine solche von 145 mm. Die Ohrenlänge der F_1 -Hybriden ist somit zweifellos intermediär, wenn sie auch hinter der mittleren Ohrenlänge der Eltern zurückbleibt.

3. Beispiel. Kreuzung eines weiblichen Vollblutwidders von 225 mm Ohrenlänge mit einem Halbblut-Widdermännchen von 166 mm Ohrenlänge. Mittlere Ohrenlänge dieser Eltern 195,5 mm. 9 Junge in 2 Würfen, in sehr verschiedenem Alter (16 Wochen bis 1 Jahr) auf die Ohrenlänge untersucht, zeigten eine durchschnittliche Ohrenlänge von 192,7 mm. Also eine sehr starke Annäherung an die mittlere Ohrenlänge der Eltern (195,5 mm), welche erlaubt, die Nachkommenschaft als Dreiviertelblut-Widderkaninchen zu bezeichnen. Die Modifikationsbreite, von 180 minimaler bis zu 210 maximaler Ohrenlänge, ist beträchtlich, so groß wie die maximale Modifikationsweite der Vollblut-Widderkaninchen.

4. Beispiel. Kreuzung eines weiblichen Halbblutwidders von 130 mm Ohrenlänge mit einem männlichen Halbblutwidderr von 153 mm Ohrenlänge. Beide Eltern sind F_1 -Tiere aus der Kreuzung von Vollblutkurzohren mit Vollblutlangohren. Ihre mittlere Ohrenlänge beträgt 141,5 mm. Die

Ohren von 5 Jungen (F_2 -Generation) wurden im Alter von 20 Wochen gemessen, und es ergaben die Messungen eine mittlere Ohrenlänge von 155,6 mm. Maximale Ohrlänge 175 mm, minimale 140 mm. Die Modifikationsbreite von 35 mm ist sehr beträchtlich, aber immerhin nur wenig größer als die der langohrigen großelterlichen Form. Von einer Resurrektion der gleichen großelterlichen Typen, wie sie die F_2 -Generation bei alternativer Vererbung charakterisiert, ist indes keine Rede.

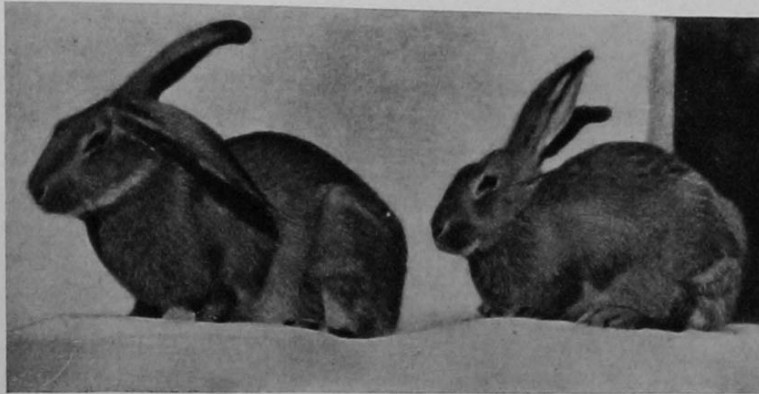


Fig. 146.

Graue Viertel-Ohren aus der Paarung von ♀ 431 (kurzohriges, belgisches Hasenkaninchen) mit ihrem Sohn ♂ 176 (Halbohr). Nach CASTLE und Mitarbeiter, 1909.

5. Beispiel. Kreuzung von zwei Dreiviertelblutwiddern untereinander. Die beiden sind Geschwister und stammen aus der Kreuzung eines Halbblutwidders ♀ mit einem Vollblutwider ♂. Das Weibchen hat eine Ohrenlänge von 184 mm, das Männchen eine solche von 177 mm. Mittlere elterliche Ohrenlänge 180,5 mm. 4 Junge zeigen im Alter von 20 Wochen Ohrenlängen von 180, 185, 180 und 176 mm. Mittlere Ohrenlänge 180,2 mm. Starke An-



Fig. 147.

Gelber Vollblut-Widder (Langohr) ♂ 179. Nach CASTLE und Mitarbeiter 1909.

näherung an die mittlere Ohrenlänge der Eltern und geringe Modifikationsweite. Keine Andeutung einer Spaltung in die Ausgangstypen.

6. Beispiel. Kreuzung eines weiblichen Halbblutwidders mit einem männlichen Dreiviertelblutwider. Ohrenlänge der Mutter 152 mm, des Vaters 200 mm. Mittlere Ohrenlänge der Eltern 176 mm. Ein Wurf von 7 Jungen zeigte im Alter von 20 Wochen eine durchschnittliche Ohrenlänge von 165,6 mm. Minimale Ohrenlänge 160 mm,

maximale 173 mm. Modifikationsbreite 13 mm. Die recht homogene Nachkommenschaft ist also deutlich intermediär, wenn sie schon hinter dem elterlichen Durchschnitt zurückbleibt, was vielleicht der großen Individuenzahl des Wurfs zuzuschreiben ist. Man darf wohl diese Nachkommen als Fünfachtelblutwiddler bezeichnen.

7. Beispiel. Kreuzung eines weiblichen Halbblutwidders mit einem männlichen Dreiviertelblutwiddler. Ohrenlänge der Mutter 170 mm, des Vaters 200 mm. Mittlere Ohrenlänge der Eltern 185 mm. 5 Junge, deren Ohrenlänge im Alter von 16 bis 18 Wochen gemessen wurde, zeigten eine durchschnittliche Ohrenlänge von 181,6 mm. Maximale Länge 190 mm, minimale 174 mm. Modifikationsbreite 16 mm. Die Zucht ist intermediär; keine Andeutung einer MENDELSchen Spaltung.

8. Beispiel. Rückkreuzung eines weiblichen Halbblutwidders mit einem männlichen Vollblutwiddlerkaninchen. Ohrenlänge der Mutter 170 mm, des Vaters 210 mm. Mittlere Ohrenlänge der Eltern 190 mm. Durchschnittliche Ohrenlänge von 6 Jungen im Alter von 19—26 Wochen 191 mm. Maximale Ohrenlänge 200 mm, minimale 185 mm. Modifikationsbreite 15 mm.

9. Beispiel. Die Kreuzung von weiblichen Vollblutkurzohren mit männlichen Dreiviertelblutwiddlern gab Dreiachtelblutwiddler. CASTLE kreuzte beispielsweise ein Kurzohrweibchen mit 100 mm langen Ohren mit einem Dreiviertelwidderrammler von 200 mm Ohrenlänge. Durchschnittliche Ohrenlänge der Eltern 150 mm. Ein Wurf von 6 Jungen zeigte im Alter von 20 Wochen eine durchschnittliche Ohrenlänge von 147 mm. Maximale Länge 150 mm, minimale 145 mm. Modifikationsbreite 5 mm. Diese Dreiachtelzucht ist also völlig intermediär und sehr homogen. Von einer MENDELSchen Spaltung keine Spur.

10. Beispiel. Kreuzung eines weiblichen Dreiviertelblutwidders mit einem männlichen Vollblutlangohr. Ohrenlänge der Mutter 195 mm, des Vaters 210 mm. Durchschnittsohrenlänge der Eltern 202,5 mm. Die Kreuzung ergab wiederum eine intermediäre, also eine Siebenachtelblut-Nachkommenschaft. Ein Wurf von 4 Jungen zeigte nämlich im Alter von 25—33 Wochen eine durchschnittliche Ohrenlänge von 202,5 mm, exakt entsprechend der mittleren Ohrenlänge der Eltern. Maximale Ohrenlänge bei der Nachkommenschaft 210 mm, minimale 195 mm. Modifikationsbreite 15 mm.

11. Beispiel. Kreuzung eines weiblichen Einviertelblutwidders mit einem männlichen Vollblutkurzohr. Ohrenlänge der Mutter 142 mm, des Vaters 110 mm. Durchschnittliche elterliche Ohrenlänge 126 mm. Ein Wurf von 6 Jungen zeigte im Alter von 20 Wochen eine durchschnittliche Ohrenlänge von 124,3 mm. Maximale Ohrenlänge 135 mm, minimale 115 mm. Die Modifikationsbreite von 20 mm ist eine beträchtliche. Aber der Wurf charakterisiert sich trotzdem als eine intermediäre Einachtelblut-Widdersippe.

12. Beispiel. Kreuzung eines weiblichen Einviertelblutwidders mit einem männlichen Dreiviertelblutwiddler. Ohrenlänge der Eltern im Alter von 20 Wochen 130 mm, resp. 195 mm. Mittlere elterliche Ohrenlänge in diesem Alter 162,5 mm. Ein Wurf von 3 Jungen zeigte im Alter von 14—16 Wochen eine durchschnittliche Ohrenlänge von 158 mm. Modifikationsbreite 3 mm.

b) Gewicht und Größe des Körpers.

CASTLE und seine Mitarbeiter haben bei ihren Zuchtversuchen auch Erhebungen über die Erbliehkeitsverhältnisse der Körpergröße, des Körpergewichts und des Gewichtes des Skelettes angestellt (1909). Diese Erhebungen erscheinen ihnen nicht sehr befriedigend, hauptsächlich aus dem Grunde, weil sie nicht in der Lage waren, eine so große Anzahl von Tieren bis zum ganz ausgewachsenen Zustande aufzuziehen, wie dies für eine ganz zuverlässige Statistik erforderlich wäre. Dann hängen Größe und Gewicht eben sehr stark von der Einwirkung äußerer Faktoren, wie Nahrung usw., und von dem Gesundheitszustande

ab. Es war unmöglich, diese Faktoren für ein größeres Zuchtmaterial gleich und einheitlich zu gestalten.

Aber trotzdem führen die Erhebungen mit großer Wahrscheinlichkeit zu dem Ergebnis, daß das Körpergewicht bei den Kaninchen den Regeln der intermediären Vererbung folgt.

Die Belege für diese Ansicht haben CASTLE und seine Mitarbeiter in der nachfolgenden Tabelle zusammengefaßt.

Tabelle des Körpergewichtes von 18 Wochen alten Kaninchen, die Widder-(Langohr-)blut in verschiedenen Proportionen enthalten. Das Kurzoehrblut dieser Kaninchen stammt entweder (erste 3-gespaltene Kolonne) von gewöhnlichen kurzoehrigten Rassen, oder (mittlere 3-gespaltene Kolonne) von belgischen Hasenkaninchen, oder (dritte 3-gespaltene Kolonne) von Mischlingen aus gewöhnlichem Kurzoehrblut und belgischem Hasenkaninchenblut.

Anteil des Widder- (= Langohr-)blutes	Herkunft des Kurzoehrblutes								
	von gewöhnlichen Kurzoehrrassen			von belgischen Hasenkaninchen			von gemischter Herkunft		
	Durch- schnitts- gewicht	Maximale Modifi- kationsweite	Zahl der beobachteten Individuen	Durch- schnitts- gewicht	Maximale Modifi- kationsweite	Zahl der beobachteten Individuen	Durch- schnitts- gewicht	Maximale Modifi- kationsweite	Zahl der beobachteten Individuen
Kein Anteil	g 1412	g 315	17	g —	g —	—	g —	g —	—
Ein achteil Anteil . .	—	—	—	—	—	—	1791	490	13
Ein viertel „ . . .	1592	345	20	1788	627	5	1580	205	4
Drei achteil „ . . .	—	—	—	—	—	—	1888	575	14
Ein halber „	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1. Generation	1463	315	17	—	—	—	—	—	—
2. „	1700	420	18	2076	260	4	1754	420	11
Beide zusammen . . .	1585	420	35	—	—	—	—	—	—
Drei viertel Anteil	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1. Generation	1652	495	17	1965	820	12	—	—	—
2. „	—	—	—	1940	890	10	—	—	—
Beide zusammen . . .	—	—	—	1954	890	22	—	—	—
Sieben achteil Anteil .	—	—	—	1936	590	4	—	—	—
Widder-Vollblut . . .	1743	800	7	—	—	—	—	—	—

Das Durchschnittsgewicht 1743 g für Widder-Vollblut im Alter von 18 Wochen wird von den Autoren aus verschiedenen Gründen als zu niedrig bezeichnet.

Folgende Punkte sind in dieser Tabelle besonders beachtenswert. Besonders die erste und ausgiebigste Kolonne zeigt die fortschreitende Gewichtszunahme bei fortschreitend zunehmender Proportion des Widderblutes. Ebenso nimmt die Modifikationsweite des Gewichtes mit dem zunehmenden Anteil des Widderblutes zu, so daß sie schließlich beim Vollblutwidder mehr als doppelt so groß ist, wie beim Vollblutkurzoehr. Die Daten der zweiten und dritten Kolonne sind weniger de- monstrativ, was vielleicht mit dem zu spärlichen Material zusammenhängt. Beachtung verdient, daß die Mischlinge, deren Kurzoehranteil von der schwereren belgischen Hasenkaninchenrasse her- rührt, schwerer sind als die äquivalenten Mischlinge, deren Kurzoehranteil von gewöhnlichen kleinen Kurzoehrrassen abstammt. Die Widderteilblutkaninchen, deren Kurzoehrblutanteil aus gemischter Quelle (sowohl von Belgiern als von gewöhnlichen Kurzoehrrassen) stammt, zeigen ein intermediäres Gewicht (dritte Kolonne).

c) Dimensionen von Skelettbestandteilen.

CASTLE und seine Mitarbeiter haben bei einigen ihrer Versuchstiere an verschiedenen Skeletteilen Messungen vorgenommen, um auch nach dieser Richtung einige Aufklärung über die Erblchkeitsverhältnisse zu erlangen. Die Untersuchungen sind indessen nicht so geschlossen und systematisch durchgeführt, daß sich eine eingehendere Berichterstattung rechtfertigen würde. Sie sind aber trotzdem verdienstlich, weil sie eine weitere Verfolgung des Problems aussichtsreich erscheinen lassen. Wir begnügen uns mit der Wiedergabe der nachstehenden vollständigsten Tabelle, die sich auf die Dimensionen von Skeletteilen eines weiblichen Vollblutwidders, eines männlichen Vollblutkurzohrs und eines erwachsenen Sohnes dieses Elternpaares, also eines Halbblutwidders, beziehen. (Vergl. auch Fig. 148.)

Lineare Maße mm		Mutter (Vollblutwider)	Vater (Vollblutkurzohr)	Unterschied zwischen den beiden Eltern	Mittelwert der beiden Eltern	Sohn (Halbblutwider)	Abweichung vom Mittelwert der Eltern	In Prozenten des Unterschiedes zwischen beiden Eltern
1	Schädel, Gesamtlänge	111,3	86,2	25,1	98,7	98,1	—0,6	2,4
2	„ von den Schneidezähnen zum Gaumenbein inkl.	51,8	36,0	15,8	43,9	43,0	—0,9	5,7
3	„ vom Occipitale bis zum Palatinum inkl.	73,0	57,8	15,2	65,4	63,0	—2,4	15,8
4	„ Breite, vor der Orbita .	46,8	40,8	6,0	43,8	44,3	+ 0,5	8,3
5	„ „ hinter der Orbita .	25,3	26,9	1,6	26,1	25,8	—0,3	18,8
6	„ „ an der Bulla tym- panica	39,8	34,0	5,8	36,9	36,7	—0,2	3,4
7	Jochbogen, Länge	43,9	37,2	9,7	42,1	42,8	+ 0,7	7,2
8	Unterkiefer, „	88,3	68,2	20,1	78,2	80,9	+ 2,7	13,4
9	Femur, „	95,8	85,0	10,8	90,2	90,2	0,0	0,0
10	Tibia, „	116,4	98,1	18,3	107,2	108,7	+ 1,5	8,2
11	Humerus, „	77,3	67,3	10,0	72,3	71,7	—0,6	6,0
12	Ulna, „	88,5	74,5	14,0	81,5	82,7	+ 1,2	8,6
13	Radius, „	74,0	62,5	11,5	68,2	67,8	—0,4	3,5
14	Os innominatum, Länge	103,0	81,7	21,3	92,3	92,3	0,0	0,0
Proportionen:								
Maß 4 : Maß 1		0,420	0,473	0,053	0,446	0,451	+ 0,005	9,4
„ 5 : „ 1		0,233	0,315	0,082	0,274	0,262	—0,012	14,6
„ 11 : „ 1		0,694	0,781	0,087	0,737	0,731	—0,006	6,9
„ 13 : „ 1		0,665	0,725	0,060	0,695	0,691	—0,004	6,6
„ 11 : „ 14		0,750	0,824	0,074	0,787	0,777	—0,010	13,5

Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, daß die Ohrenlänge der Mutter 225 mm, ihr Körpergewicht 4600 g, die Ohrenlänge des Vaters 105 mm, sein Körpergewicht 3000 g, die Ohrenlänge des in Frage stehenden Sohnes 153 mm, sein Körpergewicht 3930 g betrugen. Die Angaben beziehen sich bei allen 3 Individuen auf den erwachsenen Zustand.

Die Zahlen der Tabelle zeigen, daß die linearen Maße der Skeletteile des Halbblutwiddersohnes einer Vollblutwiddermutter und eines Vollblutkurzohrvaters sich den Durchschnittsmaßen der Eltern stark annähern. Die Abweichung vom elterlichen Durchschnitt beträgt nirgends mehr als $\frac{1}{5}$ der Differenz zwischen beiden Eltern, meist ist sie viel geringer. Auch die an anderen Kaninchen mit verschiedenen Proportionen von Widderblut (an Halbblut- und Dreiviertelblut-Widdern) vorgenommenen Messungen bestätigten das Resultat, daß wahrscheinlich die linearen Maße der Skeletteile und ihre Proportionen eine intermediäre Vererbung zeigen. Auch das Gewicht und Volumen der Skeletteile scheinen sich bei Kreuzung in der Nachkommenschaft intermediär zu gestalten, doch scheinen sie einem besonderen, noch unerkannten Gesetz zu folgen, indem sie offensichtlich bei den Nachkommen stets hinter den mittleren Werten der Eltern zurückblieben.

CASTLE ist geneigt zu glauben, daß überhaupt im Pflanzen- wie im Tierreich die linearen Dimensionen ganz allgemein den Regeln der intermediären Vererbung folgen, mit Konstanz der Merkmale bei den Nachkommen der Blendlinge. Er verweist in dieser Beziehung auf die übereinstimmenden Resultate, die LOCK (1906) hinsichtlich des Wuchses von Maissippen erhielt. — Scharf davon zu trennen seien die den Gesetzen der alternativen Vererbung gehorchenden Erscheinungen des Zwergwuchses und Riesenwuchses bei Erbsensippen (MENDEL, BATESON), welche, wie die mit der Hypophalangie verbundenen Erscheinungen der allgemeinen Verkürzung von Rumpf und Gliedern, auf diskontinuierliche Variation zurückzuführen seien.

W. E. Castle teilt mit (1912, The Inconst. of Unit-Char. S. 360), daß sein Schüler E. C. MacDowell seine Versuche über die Vererbung der Größe bei Kanin-

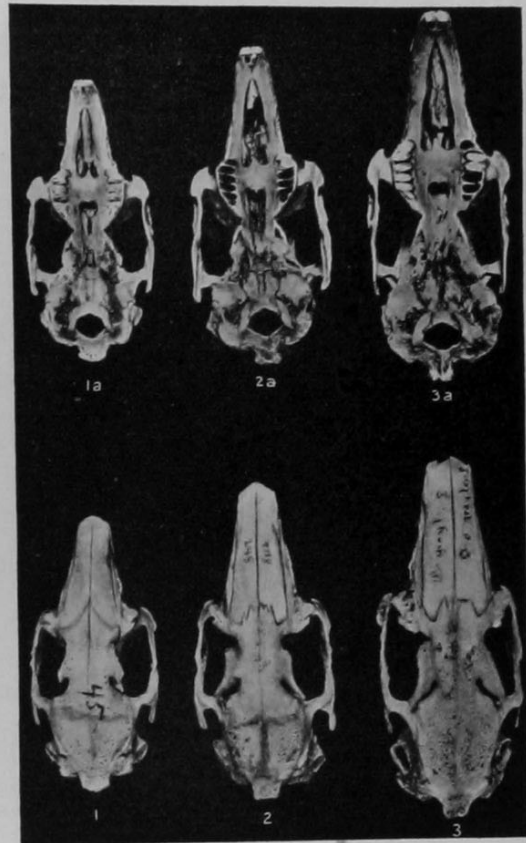


Fig. 148.

Ventrale und dorsale Ansicht von drei Kaninchen-schädeln. In der Mitte, 2a und 2, Schädel eines heterozygotischen Halbblutlangohrs (intermediäre Ohrenlänge). Rechts, 3a und 3, Schädel der Mutter (Vollblutlangohr). Links, 1a und 1, Schädel des Vaters (Kurzohr). Überall dieselbe Verkleinerung. Nach CASTLE und Mitarbeiter, 1909.

chen in viel größerem Umfange wiederholt, indessen gefunden habe, daß die Variabilität bei den Großkindern bedeutend größer ist, als bei den Kindern, wenn sie auch selten so groß ist, daß der extreme Zustand der Großeltern wiederhergestellt wird.

CASTLE ist überhaupt neuerdings geneigt, zuzugeben, daß die Erscheinungen der Vererbung der Ohrenlänge vielleicht auf Polymerie zurückzuführen sind. Die Frage wird ausführlich in dem von der Polymerie handelnden Abschnitt diskutiert.

III. Spezieller Einfluß des Vaters auf die Gestaltung der Nachkommenschaft. Gustave Loisel.

Gustave Loisel berichtete 1907 (1912) am Bostoner Kongreß (und anderswo 1906, 1908, 1910) über Zuchtversuche mit Kaninchenrassen, bei denen er sein Hauptaugenmerk auf den erblichen Einfluß des Vaters gerichtet hatte.

A. Erste Versuchsserie. Kreuzung des gewöhnlichen grauen Kaninchens mit der weißen Angorarasse.

I. Versuch.

P_1 -Generation:

Gewöhnliches weißgraues Kaninchen ♀ × weißes Angorakaninchen (Albino) ♂.
(2-jährig)

F_1 -Generation: 3 Würfe, 26 Junge.

Bei allen ist die Haarfarbe grau wie bei der Mutter.

„ „ „ die Augenfarbe schwarz wie bei der Mutter.

„ „ „ das Haar mehr oder weniger lang, ähnlich wie beim Vater.

„ „ finden sich an den Füßen die langen Haarbürsten des Vaters.

II. Versuch. Reziproke Kreuzung.

P_1 -Generation:

Weißes Angorakaninchen ♀ × gewöhnliches graues Kaninchen ♂
(14 Monate alt).

F_1 -Generation: 3 Würfe, 9 Junge.

Bei allen der Pelz grau und kurz, wie beim Vater.

LOISEL betont das gegensätzliche Verhalten der Haarlänge.

B. Zweite Versuchsreihe. Kreuzung der gewöhnlichen grauen Rasse mit Russenkaninchen. Fortsetzung der Untersuchungen vom Jahre 1904.

P_1 -Generation:

Gewöhnliches, einfarbig graues Männchen (♂) mit weißem Stirnstern (Nr. 1). Reinrassig.	}	×	{ Russenkaninchen ♀ (Augen rot, Pelz weiß, mit Ausnahme der Schnauze, der Ohren, des Schwanzes und der Füße, welche bei dieser Rasse schwarz sind, siehe Fig. 136, S. 638 und Fig. 140, S. 662). Reinrassig.
---	---	---	--

F_1 -Generation (15. Dezember 1904): 9 Junge, „alle von der väterlichen Rasse“, aber nach dem Geschlecht zeigte sich in der Haarfarbe folgende Spaltung:

- 3 ♀ grau, mit Stirnstern (Nr. 3, 6 u. 8),
- 3 ♂ schwarz, mit Stirnstern (Nr. 4, 5 u. 7),
- 3 ♂ grau, mit Stirnstern (Nr. 9, 10 u. 11).

Nr. 9 und 11 starben.

LOISEL paarte jedes der 3 grauen F_1 -Weibchen mit einem der 3 schwarzen F_1 -Männchen. Nachdem er aus diesen Paarungen eine Anzahl Würfe erhalten, tauschte er bei jedem der Paare sukzessive und wiederholt das betreffende schwarze Männchen gegen das graue No. 10 aus. Bei einem der Versuche trat mit diesem Wechsel ein brüsker Wechsel im Zahlenverhältnis der drei Typen der F_2 -Nachkommen zugunsten des rezessiven russischen ein.

Wir registrieren nachstehend die Zusammenfassung der Resultate aller dieser Kreuzungsversuche mit F_1 -Individuen.

I. Paarung des schwarzen F_1 -Männchens No. 7 mit dem grauen F_1 -Weibchen No. 8.

F_2 -Generation. 10 Würfe, 67 Junge (35 ♂ und 32 ♀), nämlich

31 Exemplare	schwarz	(17 ♂ und 14 ♀)
22 „	grau	(10 ♂ und 12 ♀)
14 „	weiß	(8 ♂ und 6 ♀).

II. Paarung des schwarzen F_1 -Männchens No. 5 mit dem grauen F_1 -Weibchen No. 6.

F_2 -Generation. 6 Würfe, 48 Junge (27 ♂ und 21 ♀), nämlich

20 Exemplare	schwarz	(12 ♂ und 8 ♀)
19 „	grau	(11 ♂ und 8 ♀)
9 „	weiß	(4 ♂ und 5 ♀).

III. Paarung des schwarzen F_1 -Männchens No. 4 mit dem grauen F_1 -Weibchen No. 3.

F_2 -Generation. 9 Würfe, 56 Junge (27 ♂ und 29 ♀), nämlich

20 Exemplare	schwarz	(11 ♂ und 9 ♀)
23 „	grau	(9 ♂ und 14 ♀)
13 „	weiß	(7 ♂ und 6 ♀).

Die drei schwarzen F_1 -Männchen No. 7, 5 und 4 haben also zusammen mit den drei grauen F_1 -Weibchen No. 8, 6 und 3 gezeugt

71 schwarze	F_2 -Junge	(40 ♂ und 31 ♀)
64 graue	F_2 -Junge	(30 ♂ und 34 ♀)
36 weiße	F_2 -Junge (Russen)	(19 ♂ und 17 ♀),

im ganzen 171 F_2 -Junge, wovon 89 ♂ und 82 ♀.

Über die resurgenten Russen bemerkt LOISEL, daß ihre weiße Grundfarbe in der Jugend nicht rein weiß war, sondern daß die äußerste Spitze der Haare des Rückens und Kopfes grau war. Dieses besondere Merkmal verschwand aber immer vollständig bei den erwachsenen Tieren, welche den russischen Phänotypus rein repräsentieren.

IV. Paarungen des grauen F_1 -Männchens No. 10 mit den drei grauen F_1 -Weibchen No. 8, 6 und 3.

F_2 -Generation. 9 Würfe, 62 Junge (28 ♂ und 34 ♀), nämlich

keine schwarzen	F_2 -Jungen	
42 graue	F_2 -Junge	(19 ♂ und 23 ♀)
20 weiße	F_2 -Junge (Russen)	(9 ♂ und 11 ♀).

Die Russen aus diesen Paarungen trugen den russischen Rassencharakter immer rein zur Schau.

Die Resultate dieser zweiten Versuchsreihe scheinen, sagt LOISEL, deutlich zu zeigen, daß „der väterliche Erzeuger nicht nur von sich aus den Charakter eines Teiles der Nachkommenschaft bestimmt, sondern daß er auch in einem bestimmten Maße die erbliche Übertragung der rezessiven Merkmale der Großeltern beeinflusst.“

Notiz über die Leporiden oder Hasenkaninchen.

Wir wollen diesen Abschnitt nicht schließen, ohne kurz auf die wirklichen oder angeblichen Bastarde zwischen *Lepus timidus* und *Lepus cuniculus* aufmerksam zu machen. Diese Bastarde heißen Leporiden. ZÜRN nennt den Bastard *Lepus Darwini*. Über diese Bastarde hat sich, namentlich in den siebziger und achtziger Jahren des vorigen Jahrhunderts eine lebhafte und zum Teil sehr erregte Diskussion entwickelt, welche in der Kontroverse zwischen HERMANN v. NATHUSIUS und ZÜRN (1876) den Höhepunkt erreichte. 18-jährige Zuchtversuche von v. NATHUSIUS waren erfolglos geblieben, wogegen ZÜRN mitteilte, daß er echte Leporiden „bedingungslos (d. h. ohne zur Anpaarung Zuflucht zu nehmen)“ bis zur sechsten Generation gezogen habe. Im Jahre 1888 sagte H. SETTEGAST in seiner „Tierzucht“ (I. Bd. S. 47): „Daß sie sich (der Hase und das zahme Kaninchen) fruchtbar miteinander vermischen und auch die Bastarde unter sich zeugen, wird zwar oft behauptet, ja von verschiedenen Seiten für ganz ausgemacht erachtet, trotzdem ist kein Fall bekannt, der die Richtigkeit dieser Ansicht mit solcher Entschiedenheit erwiese, daß Widerspruch unberechtigt wäre und verstummen müßte.“ Die Leporiden werden in der Literatur hauptsächlich nach zwei Richtungen als Paradigmata zitiert. Erstens als fruchtbare Artbastarde und zweitens als intermediäre Bastarde, die in der Nachkommenschaft ihren intermediären Charakter beibehalten. Daß diese letztere Angabe erwiesen sei, davon kann nicht im geringsten die Rede sein. Mit Recht sagt RICHARD GOLDSCHMIDT in seiner vortrefflichen „Einführung in die Vererbungswissenschaft“ (2. Aufl. 1913, S. 247) über das angebliche Nichtspalten der Leporiden in der F_2 -Generation: „Sieht man sich allerdings die Angaben von GAYOT näher an, so zeigt sich genau das Gegenteil. Es erscheinen nämlich in F_2 Tiere mit Hasenhaar, mit Kaninchenhaar und mit merkwürdigen Seidenhaaren, also eine Neukombination. Augen, Kopf, Gangart sind verschieden, also in Wirklichkeit die schönste Spaltung der Merkmale!“ Näheres über die Leporiden und auch genauere Literaturangaben findet der Leser in KARL ACKERMANN'S „Tierbastarde“ 1898 (S. 75—78) und in HANS PRZIBRAM'S „Experimental-Zoologie“ 1910 (S. 106—108). Bei PRZIBRAM lese ich, daß „in neuester Zeit TAETS VON AMERONGEN (1909) betr. die Kreuzung *Lepus timidus* ♂ × *L. cuniculus* ♀ die alten Angaben darin bestätigt hat, daß die Nachkommen, abgesehen von Länge und Haltung der Ohren, fast ganz mit dem Kaninchen übereinstimmen.“ Diese Mitteilung ist mir leider nicht zugänglich. Jedenfalls ist noch jetzt, und heutzutage erst recht, zutreffend, was SETTEGAST, der selbst erfolglos experimentierte, 1888 (S. 47) sagte: „Es wäre daher sehr wünschenswert, der Frage durch Versuche von neuem näherzutreten. An Ratschlägen, wie sie zur Erreichung sicherer Ergebnisse zweckmäßig anzustellen sein möchten, fehlt es nicht; der Sache fördersamer ist's, statt zu raten zu taten. Daran fehlt's.“

E. Das Meerschweinchen. (*Cavia cobaya* Schreb.) *Guinea-Pig*. *Cochon d'Inde*.

Über die Erbliehkeitsverhältnisse des Meerschweinchens haben namentlich CASTLE und MIß SOLLAS sehr verdienstliche Untersuchungen angestellt.

Die verschiedenfarbigen und verschiedenhaarigen zahmen Formen stammen wohl alle von einer einfarbig grauen („agouti“-farbenen) wilden brasilianischen Meerschweinchenform ab.

I. Haar- und Augenfarbe. Zeichnung. Kreuzungsversuche.
W. E. Castle. Miß I. B. J. Sollas.

Die graue Farbe wird, wie bei den übrigen Nagetieren, bedingt durch das Nebeneinandervorkommen von Schwarz, Braun und Gelb (oder Rot) an den Haaren. Seitlich und auf dem Rücken ist die Spitze der Haare tief Schwarzbraun, dann folgt ein gelbes (oder rötliches) Band, die übrige Haarstrecke ist schwärzlich, gegen die Haarbasis etwas matt bleifarben aufhellend. Die längeren Konturhaare sind in ihrer ganzen Länge schwarz. Auf der Bauchseite zeigen die Haare dieselbe Färbung wie die gewöhnlichen Haare der Rückseite, nur ist das gelbe Band breiter und die schwarzbraune Spitze unauffällig („inconspicuous“), so daß der Pelz oberflächlich mattgelb erscheint (Castle 1905).

Die verschiedenen Färbungsvarietäten der zahmen Meerschweinchen kommen dadurch zustande, daß bald dieser, bald jener Färbungsfaktor des grauen Haarkleides fehlt, oder daß die Faktoren anders kombiniert werden, oder daß nur eine einzige Farbe übrig bleibt.

Das graue zahme Meerschweinchen zeigt im Pelz die Verhältnisse des wilden (*C. aperea* L.). Es kommen zwei Nuancen vor, goldgrau und silbergrau. Bei der ersteren sind alle 3 Farben kräftiger, und das gelbe Band wird rötlich-fuchsfarben („sorrel“); bei der letzteren sind alle 3 Farben lichter, abgeschwächt; das Schwarz ist bläulich verblaßt.

Bei der gelben Formengruppe fehlt sowohl das schwarze als das braune Pigment. Nach der Intensität der Farbe unterscheidet Castle rote, gelbe und cremefarbene Varietäten in dieser Gruppe. In der Haut der Füße und Ohren kommt braunes und in den (schwarzen) Augen braunes und schwarzes Pigment vor.

Bei den braunen Varietäten scheinen Schwarz und Gelb zu fehlen. Bei den schwarzen Meerschweinchen hat Castle ausnahmslos braunes und gelbes Pigment angetroffen, das aber durch das stark entwickelte Schwarz verdeckt wird. Eine lichtere, abgeschwächte Abart des schwarzen Kleides wird als Blau bezeichnet.

Bei den weißen Meerschweinchen mit dunklen Augen findet sich Pigment nur in der Retina und Chorioidea. Bei den echten Albinos fehlt das Pigment in den (roten) Augen ganz und in Pelz und Haut fast ganz. Merkwürdigerweise nämlich unterscheiden sich die *Cavia*-Albinos von denen aller anderen Säugetiere dadurch, daß immer etwas Pigment im Haarkleid vorkommt, in erster Linie an der Schnauze, den Ohren und den Füßen. Die Entpigmentierung geschieht bei den Albinos zentrifugal, die Pigmentierung bei den Farbigen zentripetal.

Ist der rote Pelz mit weißen Haaren untermischt, so entsteht die rötlich-graue („roan“) Varietät. Schwarz mit untermischten weißen Haaren bildet Silberschwarz. Diese beiden Varietäten sind bis jetzt nicht einfarbig gezüchtet worden.

CASTLE beschreibt auch sehr präzise die verschiedenen Fleck- und Scheckzeichnungen, über die er aber erst später Vererbungsexperimente begann.

Wir berichten im folgenden im wesentlichen nur über solche Resultate von Zuchtversuchen CASTLES (1905), die durch größere Zahlen belegt sind.

a) Kreuzung von Albinos mit farbigen Meerschweinchen.
(Fig. 149—152.)

Inzucht von Albinos gibt immer nur Albinos; Inzucht von reinen Farbigen immer nur Farbige.



Fig. 149.

Ein kurz- und glatthaariges, albinotisches Meerschweinchen ♀. Sogenannter weißer Engländer. Differentialformel $ccyyZZ$. Das Tier bildete nachweislich „präpotent-glatte“ Gameten. Nach CASTLE, 1905.

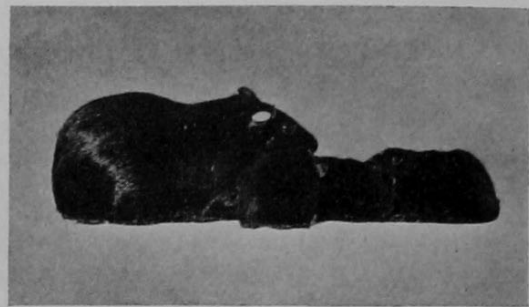


Fig. 150.

Ein homozygotisch schwarzes, kurz- und glatthaariges Meerschweinchenweibchen ($CCMMmymyZZ$) mit ihren schwarzen Jungen. Letztere aus der Kreuzung mit einem Albino, gleich demjenigen der Fig. 149. Nach CASTLE.

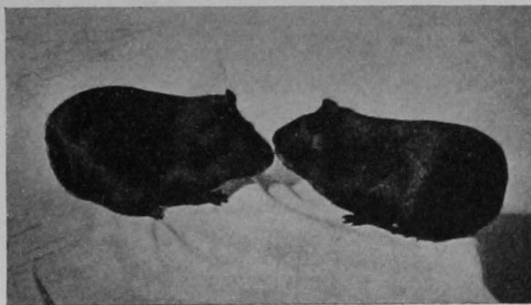


Fig. 151.

Zwei herangewachsene Junge der Gruppe der Fig. 150. Nach CASTLE.

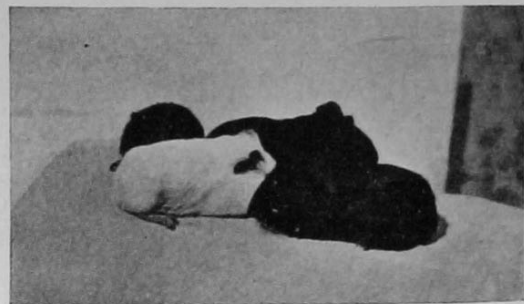


Fig. 152.

Vier F_2 -Junge (eins albinotisch, drei schwarz) aus der Paarung der beiden schwarzen, kurz- und glatthaarigen F_1 -Heterozygoten der Fig. 151. Nach CASTLE.

Alle 156 Jungen, die CASTLE bei Kreuzung von Albinos untereinander erhielt, waren Albinos.

Alle 261 Jungen, die er bei Kreuzung von Farbigen untereinander erhielt, waren farbig.

Kreuzung von Albinos mit homozygotisch Farbigen (314 Junge) gibt ausschließlich Farbige (Fig. 150). Farbe dominiert über Albinismus. Diese Resultate sind in voller Übereinstimmung mit den bei Mäusen, Ratten usw. gewonnenen.

Nach der theoretischen Voraussicht, unter der Annahme alternativer Vererbung, muß die Kreuzung eines heterozygotisch Farbigen (C mit dem latenten Gen für Albinismus c) mit einem Albino gleichviel Farbige wie Albinos liefern.

CASTLE erhielt bei solchen Versuchen 211 Farbige und 214 Albinos!

Nach der theoretischen Voraussicht muß die Kreuzung der F_1 -Heterozygoten (Farbig $>$ Albino) in der F_2 -Generation $\frac{3}{4}$ Farbige und $\frac{1}{4}$ Albinos ergeben.

CASTLE erhielt bei solchen Experimenten (Fig. 151 u. 152) 264 Farbige und 112 Albinos.

Wiederholt betont CASTLE mit Nachdruck, daß, obschon Albinismus eines der frappantesten unter den „mendelnden“ Merkmalen sei, Kreuzung von gefärbten Meerschweinchen mit Albinos doch den Charakter beider Ausgangsformen in der Nachkommenschaft verändern kann. Es können unter den Nachkommen gefärbte mit weißen Flecken oder albinotische mit modifizierter peripherer Pigmentierung usw. auftreten.

b) Albinismus phänotypisch.

CASTLE hat nachgewiesen, daß der Albinismus beim Meerschweinchen (wie bei Mäusen, Ratten usw.) eine exquisit phänotypische Erscheinung ist. Verschiedene Albinos, die man äußerlich nicht unterscheiden kann, verraten bei Kreuzungen eine ganz verschiedene innere Konstitution (kryptomere, genotypische Beschaffenheit ihrer Gameten). Einige Beispiele:

1. Ein bestimmtes albinotisches Männchen ergab bei der Kreuzung mit roten Weibchen stets nur schwarz und rot gezeichnete Junge. Im Albino war das Gen für Schwarz latent (kryptomer) vorhanden.

2. Ein bestimmtes Albino-Männchen zeugte bei der Paarung mit denselben oder ganz ähnlichen roten Weibchen Junge, von denen die eine Hälfte schwarz und weiß gezeichnet war, die andere nur rot oder gelb (ohne Schwarz).

3. Ein gewisses Albino-Männchen ergab bei der Kreuzung mit roten Weibchen ausschließlich rote (oder gelbe) Junge, niemals schwarze.

Wahrscheinlich können die Albinos alle Färbungs- und Zeichnungsfaktoren einzeln oder kombiniert enthalten.

Die Erklärung dieser Erscheinung ist uns wohl bekannt.

c) Kreuzungen von Farbenvarietäten.

Ein Resultat zahlreicher Versuche ist, daß bei Kreuzung verschiedener Farben-typen die Dominanz in F_1 beim Meerschweinchen, wenn auch eine sehr ausgeprägte, so doch nicht eine vollständige ist. Schwarz mit Rot gibt in F_1 ein etwas anderes als das P_1 -Schwarz. Das F_1 -Haarkleid enthält mit Rot vermisches Schwarz, wobei aber das letztere das erstere verdeckt. In F_2

freilich tritt typische Spaltung ein. Grau ist im allgemeinen dominant mit Bezug auf alle andern Farben, Schwarz vielleicht ausgenommen. Bei Kreuzung mit Schwarz scheinen Fälle alternativer, wechselnder Dominanz vorzukommen.

Grau scheint über Rot zu dominieren oder dasselbe zu verdecken.

Es sind also die Dominanzverhältnisse einiger Farben beim Meerschweinchen ganz andere als bei den Mäusen und Ratten. Bei dem ersteren dominiert Schwarz über Gelb, während bei den Mäusen Gelb über Schwarz dominiert.

d) Weiße Meerschweinchen mit schwarzen Augen.
Schecke.

CASTLE erhielt 2 schwarzäugige Tiere ohne jegliches Pigment in Haar und Haut von gefleckten Eltern. Sie sind nicht Albinos und enthalten den albinistischen Faktor auch nicht im latenten Zustande. Sie müssen als gescheckte Tiere betrachtet werden, bei denen die typischen Pigmentflecken bis zum Extrem reduziert sind und sich das Pigment nur noch in den Augen erhalten hat. CASTLE zeigt, wie bei gefleckten Formen die Pigmentbildung von bestimmten Zentren ausgeht, und daß man eine Anzahl von Stufen bei der Reduktion des Pigmentes unterscheiden kann.

Wie ALLEN (1904) bei den Mäusen (siehe S. 517 u. 518), so unterscheidet CASTLE auch beim Meerschweinchen fünf paarige Pigmentzentren, zu denen man das Augenzentrum noch als sechstes Paar hinzuzählen könnte. Es sind dies 1. das Wangen- oder Genalzentrum, 2. das Nacken- oder

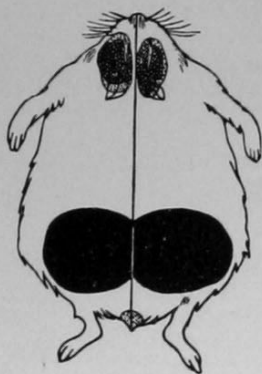


Fig. 153.

Zeichnungsmuster eines Meerschweinchens (♀ 973) bei dem die Wangen-, Seiten- und Sakralflecken, wenn auch stark verkleinert, vorhanden sind. Jedes Fleckenpaar hat seine besondere Farbe. Nach CASTLE, 1905.

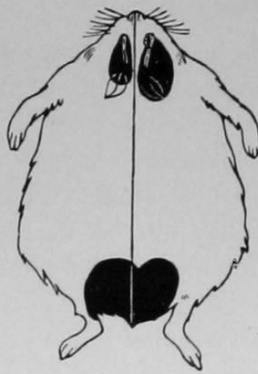


Fig. 154.

Zeichnungsmuster eines Meerschweinchens (♀ 2166, Tochter des Weibchens der Fig. 153). Wangen- und Sakralflecken vorhanden. Schulter- und Seitenflecken fehlen. Nach CASTLE, 1905.

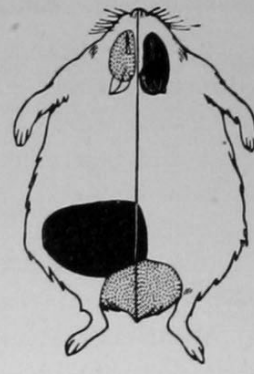


Fig. 155.

Zeichnungsmuster eines Meerschweinchens (♂ 1358, Sohn des Exemplars Fig. 153), bei welchem der rechte Wangenfleck schwarz, der linke rot ist. Der linke Seitenfleck ist vorhanden und schwarz. Die Sakralflecken sind verschmolzen, rot. Nach CASTLE, 1905.

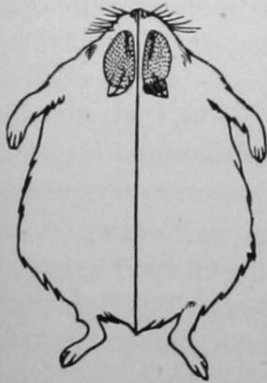


Fig. 156.

Zeichnungsmuster eines Meerschweinchens (♂ 1360, Sohn von ♀ 973, Fig. 153), bei dem zwei rote Wangenflecken und ein rechter Nacken-(Ohren)-Fleck vorhanden sind. Die übrigen, typischen Flecken fehlen. Nach CASTLE, 1905.

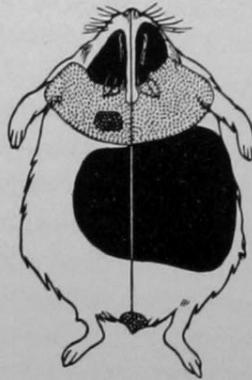


Fig. 157.

Zeichnungsmuster eines Meerschweinchens (♂ 2698), bei dem die Wangenflecken schwarz, die verschmolzenen Nacken- und rechten Schulterflecken rot sind. Linksseitig vermischt mit den roten einige wenige schwarze Haare. Die Seitenflecken sind schwarz. Die sehr kleinen Sakralflecken bestehen aus vermischten roten und schwarzen Haaren. Nach CASTLE, 1905.

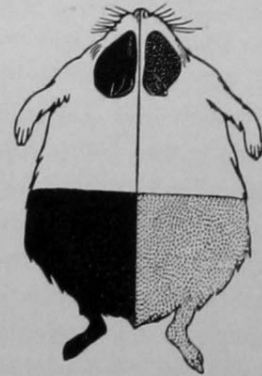


Fig. 158.

Zeichnungsmuster des Meerschweinchenweibchens No. 1920. Der linke Wangenfleck ist schwarz, der rechte gemischt rot und schwarz. Die rechten Seiten- und Sakralflecken rot, die linken schwarz. Eine scharfe Trennungslinie trennt sie sowohl in der dorsalen als in der ventralen Mittellinie. Nach CASTLE, 1905.

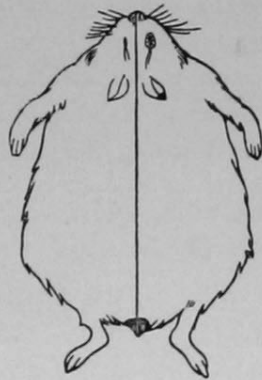


Fig. 159.

Zeichnungsmuster des Meerschweinchenweibchens No. 2427. Die Farbenflecken sind sehr verkleinert: ein roter Augenfleck, ein schwarzer Nacken- oder Ohrfleck auf der rechten Seite und ein medianer (paariger, aber verschmolzener?) Sakralfleck. Nach CASTLE, 1905.



Fig. 160.

Zeichnungsmuster des Meerschweinchenweibchens No. 2928. Der linke Wangenfleck ist rot. Der anstoßende Nacken- oder Ohrfleck ist schwarz. Die verschmolzenen rechtsseitigen Wangen- u. Ohrflecken sind schwarz. Die verschmolzenen Schulterflecken sind gemischt rot und schwarz. Nach CASTLE, 1905.

Nuchalzentrum, 3. das Schulter- oder Scapularzentrum, 4. das Seiten- oder Pleuralzentrum und 5. das Hinterrücken- oder Sakralzentrum. Die Pigmentplatten dieser Zentren (Fig. 153—160) können ganz verschieden gefärbt sein.

Auf einer ersten Stufe sind alle Zentren entwickelt, aber die Pigmentfelder stoßen in der ventralen Mittellinie oder im Vorderkopf nicht zusammen. Sodann fallen die Schulterflecken aus. Eine weitere Stufe wird dadurch charakterisiert, daß die Seitenflecken fehlen, so daß nur der Hinterrücken und die Kopfseiten pigmentiert sind. Auch der Fleck am Hinterrücken verschwindet, und die Flecken an den Seiten des Kopfes werden kleiner. Schließlich ist alles Pigment mit Ausnahme desjenigen der Augen verschwunden. Nach CASTLE kann man durch Selektion durch diese Stufenfolge hindurch in der einen oder anderen Richtung die beiden Extreme erreichen; aber nur durch lang fortgesetzte Zuchtwahl vermag man die Fleckzeichnung auf einer bestimmten Stufe erblich festzuhalten. Vielleicht ist dies, wie CUÉNOT (für die Mäuse) glaubt, unmöglich; CASTLE bezweifelt dies aber unter Hinweis darauf, daß bei vielen wilden Tieren bestimmte Zeichnungsmuster erblich fixiert sind und daß auch beispielsweise beim Rinde bestimmte Fleckzeichnungen als Rassenmerkmale rein gezüchtet worden sind.

Daß die weißen Meerschweinchen mit schwarzen Augen extreme Repräsentanten des Fleck- oder Schecktypus darstellen, wird auch durch die Inzuchtversuche oder durch Kreuzungsexperimente mit Albinos bewiesen. CASTLE erhielt bei allen solchen Versuchen Junge mit einem oder mehreren oder sogar allen typischen Farbflecken. Es ist noch nicht gelungen, konstantmerkmale weiße Meerschweinchen mit schwarzen Augen zu züchten; CASTLE zweifelt aber nicht, daß dies durch eine viele Generationen fortgesetzte Selektion gelingen würde.

Da es sich bei der Frage nach der Fixierung bestimmter Zeichnungsmuster bei nach dieser Richtung sehr variablen Tieren mittels Selektion um prinzipiell sehr wichtige Dinge handelt, so muß doch betont werden, daß eine einwandfreie experimentelle Basis für die Annahme der Wirkung der bloßen Selektion zurzeit noch fehlt¹⁾.

e) Ein Fall von Kreuzungsatavismus.

CASTLE hat uns auch mit einem Fall von Kreuzungsatavismus (Reversion) beim Meerschweinchen bekannt gemacht.

Kreuzt man ein homozygotisches schwarzes Meerschweinchen mit einem roten, so erhält man in der Regel lauter schwarze F_1 -Junge, deren Haare allerdings etwas vom Schwarz verdecktes Rot enthalten. In den F_2 -Generationen entstehen dann schwarze und rote in dem gewöhnlichen Mendelschen Zahlenverhältnis 3 : 1. Ein rotes Individuum, das bei Kreuzung mit einem schwarzen diese MENDELSchen Erscheinungen gezeitigt hat, verhält sich allen schwarzen gegenüber immer in dieser Weise. Es gibt aber rote Meerschweinchen, die sich

¹⁾ Wir ließen diese Bemerkung absichtlich stehen. Erst nach ihrer Niederschrift erhielten wir Kenntnis von den neuen Untersuchungen von MACCURDY und CASTLE (1907) über die Vererbung bestimmter Fleckzeichnungen beim Meerschweinchen, über die nachher berichtet wird. Sie zeigen, wie sehr unsere reservierte Haltung berechtigt war.

allen schwarzen gegenüber anders verhalten, z. B. solche, welche mit schwarzen gepaart, eine scheinbar neue Farbe in F_1 erzeugen, nämlich Grau. In Wirklichkeit ist diese Farbe die alte Farbe der wilden Stammform. Schon oben wurde erwähnt, daß die graue Farbe dadurch zustande kommt, daß an den im übrigen schwarzen oder schwarzbraunen Haaren unter der Spitze ein rotes oder gelbes Band auftritt.

Gewisse rote Individuen, gekreuzt mit schwarzen, erzeugen in der F_1 -Generation lauter graue Junge, andere gleichviel graue und schwarze, die meisten, wie schon gesagt, lauter schwarze. CASTLE glaubt, daß die nächstliegende Erklärung dieses Kreuzungsatavismus die sei, daß neben Schwarz und Rot ein drittes Gen (unser My) vorhanden ist, welches die Bildung des Pigmentes an den Haaren in Zonen, also ihre Sprenkelung und damit die graue Farbe bedingt, aber nur in Gegenwart von Schwarz und Rot wirksam ist. Es erscheint ohne weiteres klar, daß dieses Gen nur vom roten Elter herrühren kann, und daß sich, entsprechend der Kreuzungsreaktion, die roten (phänotypischen) Meerschweinchen mit Bezug auf My in dreifach verschiedener Weise verhalten. Die einen sind mit Bezug auf My homozygotisch ($MyMy$), die anderen heterozygotisch ($My my$), und die dritten enthalten die „rezessiven Antagonisten“ von My ($my my$).

Die grauen (atavistischen) F_1 -Individuen erzeugen in der F_2 -Generation drei Arten von Individuen, nämlich graue, schwarze und rote im Zahlenverhältnis von 9 : 3 : 4. (Dies entspricht der theoretischen Voraussage nur, wenn My zusammen mit Schwarz allein auch Grau hervorruft.) Gekreuzt mit homozygotisch Roten erzeugen die grauen F_1 -Heterozygoten graue, schwarze und rote F_2 -Individuen im Zahlenverhältnis 1 : 1 : 2.

Experimentell wurde festgestellt, daß die grauen F_2 -Individuen in drei genotypisch verschiedenen Biotypen vorkommen (theoretisch sind vier zu erwarten), nämlich:

1. Graue Individuen, welche miteinander gekreuzt wie ihre F_1 -Eltern drei Arten Junge, graue, schwarze und rote im Zahlenverhältnis von 9 : 3 : 4, erzeugen. Wenn M das Gen für Schwarz ist, E (Erythroge) das Gen für Rot, My das Gen für die grau machende Sprenkelung der Haare, my das Fehlen dieses letzteren Gens, und wenn ferner M als dominantes Merkmal dem E als rezessives Merkmal desselben Paares gegenübergestellt wird, so wäre offenbar die Differentialformel für diesen Biotypus $ME My my$, für dessen vier Sorten von Gameten $M My$, $M my$, $E My$ und $E my$. (Nach der Darstellungsweise von CASTLE, mit unseren Symbolen.)

2. Der zweite graue Biotypus wird von Individuen gebildet, welche, gekreuzt mit homozygotisch roten, nur graue und rote Junge, und zwar in gleicher Zahl, hervorbringen. Ihre Formel ist offenbar $ME My My$, diejenige ihrer zwei Sorten von Gameten $M My$ und $E My$.

3. Die Individuen eines dritten grauen Typus ergeben bei der Kreuzung mit homozygotisch roten keine roten Jungen, sondern bloß graue und schwarze

in gleicher Zahl. Ihre Formel dürfte sein $MMMy my$ und die ihrer zweierlei Gameten MMy und Mmy .

4. Der vierte theoretisch zu erwartende, aber bis jetzt noch nicht experimentell festgestellte Typus hätte die Formel $MMMy My$ und würde deshalb nur eine Sorte Gameten, nämlich MMy , bilden. Bei Inzucht wäre dieser Typus demnach, wie der graue, wilde Typus des Meerschweinchens, konstant, und bei Kreuzung mit roten Individuen müßten alle Jungen, da $M > E$, grau ausfallen.

Alle diese Ausführungen treffen, wie schon bemerkt, nur für den Fall zu, daß My , der Sprengungsfaktor, nicht nur dann die graue Farbe erzeugt, wenn mit ihm die beiden Faktoren Schwarz (M) und Rot (E) gleichzeitig vorkommen, sondern auch dann, wenn sich My nur in Gegenwart von M befindet. CASTLE, der kein Anhänger der Lehre von der absoluten Reinheit der Gameten ist, hilft sich mit der Annahme, daß das Schwarz wohl nie ganz rein vorkommt, sondern immer in Begleitung von mindestens so viel Rot (und Braun), als nötig ist, um unter dem Einfluß von My das rötliche Band an den Haaren und damit das Gesprenkelt-Grau entstehen zu lassen.

f) Ursprung der Farbenvarietäten.

CASTLE kommt zu folgender Vorstellung über den Ursprung der Farbenvarietäten der Meerschweinchen. Die wilde, graue Stammform besaß und besitzt alle drei Gene: M , E und My . Durch Ausfall von My entstand die Mutation ME , Schwarz mit rezessivem Rot. Durch Schwund von M entstand die rote Mutation E . Durch Wegfall von M direkt aus der wilden grauen Form entstand die rote Mutation EMy , welche von E dem Aussehen nach nicht unterscheidbar ist.

Inzwischen (1907) ist es W. E. Castle auch gelungen, ein besonderes Gen für Braun (Ph , Phaiogen) von Schwarz, mit dem es gewöhnlich vergesellschaftet ist, zu isolieren und braune Meerschweinchen zu züchten. Braun ist rezessiv zu Schwarz und dominiert über Gelb (Rot).

Im Jahre 1907 (Science, Aug.) hatte sich W. E. Castle dahin geäußert, daß es möglich sein sollte, die beim Meerschweinchen noch unbekannte zimtgraue („cinnamon-agouti“) Farbenvarietät durch Faktorenkombination zu züchten. Die Lösung der Aufgabe ist ihm (1908) gelungen. Er kreuzte wildgraue mit braunen (schokoladebraunen) Tieren ($My My MM Ph Ph \times my my mm Ph Ph$ nach unserer Symbolik) und erhielt, wie erwartet, eine uniforme, wildgraue F_1 -Generation ($My my M m Ph Ph$). Bei Inzucht solcher wildgrauer F_1 -Heterozygoten, welche vier Arten von Gameten durchschnittlich in gleicher Zahl bilden, nämlich $My M Ph$, $My m Ph$, $my M Ph$ und $my m Ph$, erwartete CASTLE folgerichtig, wie sich durch Konstruktion der Schachbrettabelle leicht demonstrieren läßt, vier Farbenvarietäten, nämlich 1. wildgraue, 2. schwarze, 3. zimtgraue und 4. braune (schokoladebraune) F_2 -Nachkommen (also unter

anderem auch den gesuchten zimtgrauen Phänotypus) im Zahlenverhältnis 9 : 3 : 3 : 1. In Wirklichkeit hat CASTLE bis zur Publikation seiner Mitteilung erhalten 4 wildgraue, 4 schwarze, 2 zimtgraue und 2 braune F_2 -Meerschweinchen, somit auch die gesuchte und vorausberechnete, bis dahin unbekannte, zimtgraue Form.

Im Jahre 1909 berichtet Miß I. B. J. SOLLAS über wichtige experimentelle Studien über die Erblchkeitsverhältnisse der Farbenvarietäten des Meerschweinchens, die sie in den Jahren 1903 bis 1908 in Cambridge (England) angestellt hat.

Miß SOLLAS führt folgende Faktoren ein:

LANG	Miß SOLLAS		
<i>C</i>	<i>C</i>	Gen für Farbe, Chromogen	<i>c</i> , Fehlen dieses Gens, Albinismus
<i>My</i>	<i>G</i>	Gen für Sprenkelung der Haare („ticking of the hairs“)	<i>my</i> , Fehlen dieses Gens
<i>M</i>	<i>B</i>	Gen für Schwarz in den Augen und in der Haut (und event. in den Haaren)	<i>m</i> , „ „ „ „
<i>Ph</i>	<i>Ch</i>	Gen für Schokoladebraun im Haarkleid, der Haut und den Augen	<i>ph</i> , „ „ „ „
<i>E</i>	<i>R</i>	Gen für rotes Pigment in den Haaren, sowie für rotes und schokoladebraunes Pigment in der Haut und den Augen	<i>e</i> , „ „ „ „

Erbformeln der verschiedenen homozygotischen Farbenvarietäten.

Farbenvarietäten	Erbformeln (nach der Schreibweise von LANG)
Wildgrau („Agouti“)	<i>My My M M E E Ph Ph C C</i>
Schwarz	<i>my my M M E E Ph Ph C C</i>
Rot, dunkeläugig	<i>my my M M E E ph ph C C</i>
Zimtgrau („Cinnamon agouti“)	<i>My My m m E E Ph Ph C C</i>
Schokoladebraun	<i>my my m m E E Ph Ph C C</i>
Rot, rubinrotäugig („ruby-eyed“)	<i>my my m m E E ph ph C C</i>
Albinos, mit kryptomerem Schwarz	<i>my my M M E E Ph Ph c c</i>
„ „ „ Schokoladebraun	<i>my my m m E E Ph Ph c c</i>
„ „ „ Rot, dunkeläugig	<i>my my M M E E ph ph c c</i>
„ „ „ Rot, rubinrotäugig	<i>my my m m E E ph ph c c</i>

Die angenommenen Gene und die danach eingerichteten Erbformeln stimmen in qualitativer Beziehung mit den tatsächlichen Zuchtresultaten überein. Gewisse Resultate der Kreuzung in der F_1 - und in der F_2 -Generation waren vermittels derselben exakt vorausgesagt worden. Erst nach Abschluß des Manuskripts wurde durch Prof. CASTLE die theoretische Voraussage für den Ausfall der F_2 -Generation bei Kreuzung von Wildgrau mit Schokoladebraun, nämlich das Auftreten von wildgrauen, zimtgrauen, schwarzen und schokoladebraunen

Tieren, bestätigt. Nach der quantitativen Seite hin, d. h. mit Bezug auf die Voraussage des Zahlenverhältnisses, in dem die verschiedenen Farbentypen in den aufeinanderfolgenden Generationen auftreten, ergaben sich Abweichungen, so daß die Frage nach der genotypischen Konstitution der Farbensippen noch nicht ganz gelöst erscheint.

Man kann die Farbenvarietäten des Meerschweinchens in zwei Hauptserien, eine schwarz- oder dunkeläugige und eine rubinrotäugige, wir sagen einfach rotäugige, einordnen. Beim dunkeln Auge variiert die Dichtigkeit der Pigmentierung. Es enthält aber immer etwas schwarzes Pigment. Das rote Auge enthält bloß schokoladebraunes Pigment. Auch seine Färbungsintensität variiert. In der nachfolgenden Tabelle sind die beiden Serien einander gegenübergestellt. Die in einer Zeile angegebene Farbe ist epistatisch zu der in der nächstfolgenden Zeile verzeichneten.

Dunkeläugige Serie (Iris braun, Pupille schwarz)		Rotäugige Serie (Iris hellbraun, Pupille rubinrot = „ruby“)	
Dichtes Pigment	Verdünntes Pigment („dilute“)	Dichtes Pigment	Verdünntes Pigment („dilute“)
Wildgrau („agouti“)	Gelb- und silbergrau	Zimtgrau („cinnamon“)	Zimtgelb u. zimtsilbern
Schwarz	Das sogenannte Blau	Schokoladebraun	Hellbraun („silver-fawn“)
Rot	Gelb und Creme	Rot	Gelb und Creme

Über die verschiedenen Farbenvarietäten macht Miß SOLLAS noch folgende nähere Mitteilungen.

Wildgrau („agouti“). Die Haare sind, wie bei anderen wildgrauen Säugetieren, gesprenkelt („ticked“), sie besitzen beim wildgrauen Meerschweinchen abwechselnd schwarze und rote Binden. Gewöhnlich sind alle Haare gesprenkelt. Aber es können, sogar bei homozygotisch wildgrauen Tieren, Flecken im Haarkleid vorkommen, wo die Haare einfarbig rot sind. Bei Wildgrau-Rot-Heterozygoten können solche ungesprenkelten Stellen beträchtlich umfangreich werden. Wenn man aber zwei solche F_1 -Heterozygoten mit einfarbig roten (ungesprenkelten) Flecken miteinander kreuzt, so treten in der F_2 -Generation nicht mehr rote Tiere auf, als wenn man solche F_1 -Heterozygoten kreuzt, deren Haarkleid einheitlich gesprenkelt (wildgrau) ist. An den roten Stellen hat die Haut nur eine Spur von dem schwarzen Pigment, das in den von den gesprenkelten Haaren besetzten Hautpartien vorkommt. Offenbar ist der Mangel der Sprenkelung an den roten Stellen nicht der Abwesenheit des Sprenkelungsfaktors an diesen Stellen zuzuschreiben, sondern eher einer ungleichmäßigen Verteilung des dunklen Pigmentes. Wo sehr wenig solches Pigment vorhanden ist, kann sich der Sprenkelungsfaktor nicht äußern. Zugunsten dieser Auffassung spricht der Umstand, daß schwarze Flecken bei wildgrauen Tieren niemals vorkommen, wohl aber rote Flecken bei schwarzen Tieren.

Wie das Auge, so enthält auch die Haut der wildgrauen Tiere schwarzes Pigment, das an den Ohren, Füßen und der Nase am dichtesten ist.

Schwarz. Die schwarzen Sippen enthalten rotes Pigment im Pelz, aber in sehr verschieden großem Betrage. Die von den Züchtern besonders geschätzten rein schwarzen Tiere geben, miteinander gekreuzt, wohl einige rein schwarze Junge, aber eine größere Zahl von solchen, welche größere oder kleinere rote Flecken tragen. Kreuzt man rote mit schwarzen Tieren, so zeigt die F_1 -Generation im Haarkleid alle Übergänge von fast reinem Schwarz mit einigen wenigen roten Haaren bis zu fast ganz Rot mit einzelnen schwarzen Haaren. Dabei treten die extremen Typen weniger häufig auf als die intermediären. Doch scheinen alle Varianten sich mit Bezug auf ihre Erblichkeitsverhältnisse in übereinstimmender Weise zu verhalten. Soweit Miß SOLLAS' Erfahrung reicht, werden die roten Flecken bei Kindern ganz schwarzer Eltern nie so groß wie bei schwarzen (\times roten) Heterozygoten.

Das schwarze Pigment der schwarzen Meerschweinchen ist besonders dicht in den Augen und in der Haut der Füße und Ohren.

(Anmerkung des Verfassers. Vom Standpunkt der Hypothese der Polymerie liegt die Annahme nahe, daß die von Miß SOLLAS verwendeten schwarzen Meerschweinchen nicht voll- und reinschwarz gezüchtete Tiere, sondern schwarze Heterozygoten sind. Sie würden dann nicht Vollblutnegern, sondern sehr dunkeln Mulatten vergleichbar sein. Im übrigen stimmen die Befunde sehr gut mit den Erwartungen der Polymeriehypothese überein.)

Rote Sippen mit schwarzen Augen haben in den Haaren bloß rotes, in der Haut vorwiegend schokoladebraunes Pigment mit Spuren von Rot und Schwarz.

Zimtgrau oder Zimtbraun („cinnamon“) ist Wildgrau ohne schwarzes Pigment. Die gesprenkelten Haare haben schokoladebraune und rote Binden. Rote Stellen (mit ungesprenkelten Haaren) können auch hier vorkommen, nicht aber schokoladebraune Flecken.

Schokoladebraun. Der Pelz enthält rote oder cremefarbige Flecken von wechselnder Zahl und Größe, die sich ähnlich verhalten wie die roten Flecken der schwarzen Sippen. Die Haut enthält schokoladebraunes und rotes Pigment.

Rothaarige rotäugige Sippen führen nur rotes Pigment in den Haaren. Das in der Haut vorherrschende Pigment ist rot, doch kommt in den tieferen Lagen auch schokoladebrauner Farbstoff in Spuren vor. Diese Sippe ist zu allen anderen hypostatisch.

Albinos. Vollständig pigmentlose Albinos kommen beim Meerschweinchen nur ausnahmsweise vor (vergl. CASTLE). Die Farbe der Körperenden („points“), das „periphere“ Pigment, ist bei den schokoladebraunen Kryptotypen schokoladebraun, bei den schwarzen schwarz. Es handelt sich hauptsächlich um die Ohren. Bei den zimtgrauen Kryptotypen von Albinos ist die periphere Farbe schokoladebraun, bei den rotäugig-rothaarigen oder rotäugig-cremehaarigen hingegen rot.

Abschwächung der Farben („Dilution“), Fehlen des Faktors *P*. Miß SOLLAS ist noch nicht imstande, das genotypische Verhalten der abgeschwächten Farben im einzelnen zu beurteilen. Weitere Versuche sind nötig. Doch kommt jede Farbe nicht nur im intensiven (Faktor *P*) und im abgeschwächten oder verdünnten Zustande (Faktor *p*) vor, sondern in einer großen Zahl von Intensitätsabstufungen, die ineinander und in die Extreme übergehen. Wie diese Verhältnisse vom Standpunkte der Faktorenhypothese dargestellt werden können und sollen, muß erst noch ermittelt werden. Soweit ihre Erfahrung reicht, kann Miß SOLLAS sagen, daß zwei rote oder zwei cremefarbene oder zwei gelbe Tiere, die man miteinander kreuzt, nie Junge zeugen, die dunkler sind als einer der Eltern.

Die blasseren Nuancen von Schwarz werden auch beim Meerschweinchen in der Sprache der Züchter als „Blau“ bezeichnet. Aber es ist nicht dieselbe Farbe, die bei den Mäusen Blau genannt wird. Das Blau des Meerschweinchens sieht

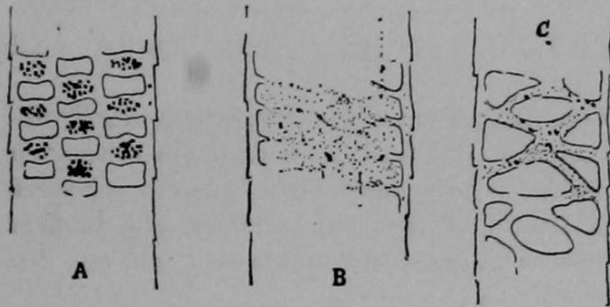


Fig. 161.

A, Blaues Haar einer Maus, Pigmentanordnung; B und C, verdünnt schwarzes Haar eines Meerschweinchens. B, allgemeiner Eindruck; C, optischer Längsschnitt.
Nach Miß SOLLAS, 1909.

fast wie das Schokoladebraun, mit einem kleinen Zusatz von schwarzem Pigment, aus. Schokoladebraune Sippen kann man jedoch stets von blauen auseinanderhalten, wenn man die Haare mikroskopisch untersucht. Sodann ist die Hautfarbe der blaß schwarzen (der „blauen“) Sippen schwarz, während sie bei den schokoladebraunen auch schokoladebraun ist. Endlich sind die ersteren dunkeläugig, die letzteren rotäugig.

Miß SOLLAS glaubt, daß der Unterschied zwischen dem blauen Pelz der Mäuse und dem blaß-schwarzen („dilute black“) der Meerschweinchen durch eine verschiedene Anordnung der Pigmentpartikelchen bedingt sei, die sie durch die nachstehenden Figuren erläutert (Fig. 161 A, B, C).

Miß SOLLAS' Kreuzungsversuche.

a) Kreuzung von Farbenrassen mit Albinos.

Da die Meerschweinchenalbinos nicht ganz pigmentlos sind, sondern etwas peripheres Pigment (an Nase, Ohren, Füßen) besitzen, so war zu untersuchen, ob sie sich in ihren Erblichkeitsverhältnissen so verhalten wie die vollkommenen Albinos. Albinismus ist rezessiv $<$ zu Farbe. Bei Rückkreuzung farbiger Heterozygoten Cc mit Albinos ist das Zahlenverhältnis 1 : 1 zu erwarten. Solche Rückkreuzungen hat Miß SOLLAS mit den verschiedenen Cc -Farbenrassen vorgenommen. Wir geben nur das Gesamtergebn. Von 383 Jungen aus solchen Rückkreuzungen $Cc \times cc$ waren 197 farbig und 186 albinotisch; also eine starke Annäherung an die Ratio 1 : 1.

b) Kreuzungen von Farbensippen untereinander.

Die Heterozygoten zeigen einige Andeutungen intermediärer Ausbildung („a certain amount of blending“), die aber nicht hinreichen, um die Dominanz zu verdecken.

Kreuzungen von Wildgrau mit irgendwelchen anderen Farben ergeben immer nur Wildgrau.

Kreuzung von Wildgrau mit Schwarz z. B. gibt nur Wildgrau. Dieses F_1 -Wildgrau ist dunkler als dasjenige, das man aus der Kreuzung von homozygotischem P_1 -Wildgrau mit anderen Farben als Schwarz erhält.

Wir wissen schon, daß bei der Kreuzung von Wildgrau mit Rot auf dem Haarkleid der F_1 -Heterozygoten häufig Stellen mit ungesprenkelten Haaren als rote Flecken auftreten.

Schwarz gekreuzt mit Rot (dunkeläugig) gibt Schwarz oder Wildgrau.

Schokoladebraun gekreuzt mit Rot (dunkeläugig) gibt Schokoladebraun oder Wildgrau.

Daraus geht hervor, daß Rot kryptomer mit dem Sprenkelungsfaktor My behaftet sein kann.

Bei einer Kreuzung eines schwarzäugigen rothaarigen Weibchens (No. 15 ♀) mit einem schwarzen Männchen (No. 18 ♂) erhielt Miß SOLLAS 8 schwarze und 7 wildgraue Junge; bei einer Kreuzung des nämlichen Weibchens (No. 15 ♀) mit einem schokoladebraunen Männchen (No. 143 ♂) enthielt der Wurf 1 schwarzes und 1 wildgraues Junges. Offenbar war das Weibchen (No. 15 ♀) mit Bezug auf den Sprenkelungsfaktor heterozygotisch ($My my$), und die Erklärung mit Formeln wäre (für die Kreuzung mit Schwarz) folgende:

	Rothaarig schwarzäugig	Schwarz
P_1 -Generation:	$My my M M E E ph ph C C$	$my my M M E E Ph Ph C C$
Gameten:	$\begin{cases} My M E ph C \\ my M E ph C \end{cases}$	$my M E Ph C.$
F_2 -Generation:	Schwarz = $my my M M E E Ph ph C C$ und Wildgrau = $My my M M E E Ph ph C C$ im Zahlenverhältnis von 1 : 1.	

Ein rothaariges dunkeläugiges Männchen (No. 14 ♂) war offenbar mit Bezug auf das positive kryptomere Sprenkelungsgen homozygotisch ($My My$), wie aus den folgenden Kreuzungsversuchen hervorgehen dürfte.

P_1 -Generation:	No. 14 ♂, rothaarig dunkeläugig	×	Schwarz ♀
	$My My M M E E ph ph C C$		$my my M M E E Ph Ph C C$
Gameten:	$My M E ph C$	×	$my M E Ph C$
F_1 -Generation:	einheitlich wildgrau $My my M M E E Ph ph C C$ (13 Exemplare).		
P_1 -Generation:	No. 14 ♂, rothaarig dunkeläugig	×	Schokoladebraun ♀
	$My My M M E E ph ph C C$		$my my m m E E Ph Ph C C$
Gameten:	$My M E ph C$	×	$my m E Ph C$
F_1 -Generation:	2 Exemplare, beide wildgrau $My my M m E E Ph ph C C$.		

P_1 -Generation:	No. 14 ♂, rothaarig dunkeläugig	×	Albino (mit dem kryptomeren Farbenabschwächungsgen p)
	$My My M M E E ph ph P P C C$	×	$my my M M E E Ph Ph p p c c$
Gameten:	$My M E ph P C$	×	$my M E Ph p c$
F_1 -Generation:	8 Exemplare, alle wildgrau = $My my M M E E Ph ph P p C c$.		

Kreuzungen eines cremefarbigen, dunkeläugigen Männchens (Creme ist abgeschwächt Rot), behaftet mit dem kryptomeren Gen für Sprenkelung in heterozygotischer Form (*My my*), einerseits, mit schwarzen oder schokoladebraunen Weibchen andererseits ergaben, wie erwartet, schwarze und wildgraue Nachkommen. Z. B. (*P* der Verdichtungsfaktor):

<i>P</i> ₁ - Generation:	Cremefarbig dunkeläugig	Schwarz
	<i>My my M M E E ph ph p p C c</i>	<i>my my M M E E Ph Ph P P C C</i>
Gameten:	<i>My M E ph p C</i> <i>My M E ph p c</i> <i>my M E ph p C</i> <i>my M E ph p c</i>	<i>my M E Ph P C</i>
<i>F</i> ₁ - Generation:	22 Exemplare, wovon 11 wildgrau	$\left\{ \begin{array}{l} \textit{My my M M E E Ph ph P p C C} \\ \textit{My my M M E E Ph ph P p C c} \\ \textit{my my M M E E Ph ph P p C C} \\ \textit{my my M M E E Ph ph P p C c} \end{array} \right.$
	11 schwarz	$\left\{ \begin{array}{l} \textit{my my M M E E Ph ph P p C C} \\ \textit{my my M M E E Ph ph P p C c} \end{array} \right.$

Zwei cremefarbige, dunkeläugige Männchen erwiesen sich bei der Kreuzungsanalyse als Typen, bei denen das (positive) Sprenkelungsgen fehlte. Denn sie zeugten mit schwarzen Weibchen nur schwarze Junge (mit konzentriertem oder abgeschwächtem Schwarz) und mit schokoladebraunen nur schokoladebraune.

Wie in der dunkeläugigen Serie Wildgrau zu Schwarz und Rot (und zu allen Farben der rotäugigen Serie) epistatisch ist, so ist in der rotäugigen Serie Zimtgrau („cinnamon“) epistatisch zu Schokoladebraun und Rot. Z. B. Zimtgrau gekreuzt mit Schwarz oder Rothaarig-dunkeläugig gibt Wildgrau. Rotäugig-rothaarige Tiere gepaart mit schokoladebraunen zeugen zimtgraue oder schokoladebraune Junge oder beiderlei. Auch hier ist es wieder der rothaarige Elter, welcher entscheidet, je nachdem er kryptomer mit dem Sprenkelungsgen *My* behaftet ist oder nicht.

Ein Beispiel:

<i>P</i> ₁ - Generation:	Rothaarig-rotäugig	Schokoladebraun
	<i>My My m m E E ph ph C C</i>	<i>m y m y m m E E Ph Ph C C</i>
Gameten:	<i>My m E ph C</i>	<i>m y m E Ph C</i>
<i>F</i> ₁ - Generation:	16 Junge, alle zimtgrau:	<i>M y m y m m E E Ph ph C C</i>

Der rothaarig-rotäugige Elter war offenbar, wie in der Formel angegeben, mit Bezug auf den kryptomeren Sprenkelungsfaktor homozygotisch (*My My*).

In einem anderen Falle ergab ein rotäugig-rothaariges Tier (No. 427 ♂) (es war ein abgeschwächt rothaariges, d. h. cremefarbiges Exemplar), gekreuzt mit schokoladebraunen, sowohl zimtgraue als schokoladebraune Junge. Offenbar war das erstere mit Bezug auf das kryptomere Sprenkelungsgen heterozygotisch (*My my*). War diese Annahme richtig, so mußte dasselbe cremefarbige Männchen No. 427, gepaart mit schwarzen Weibchen, Vater von schwarzen sowohl wie von wildgrauen Jungen werden. Es entsprossen solchen Kreuzungen in der Tat zwei wildgraue und drei schwarze Nachkommen.

MiB SOLLAS hat aus vielen der hier zum Teil erwähnten F_1 -Generationen F_2 -Generationen gezüchtet. Wir führen einige Fälle an.

Inzucht von F_1 -wildgrauen Meerschweinchen: $My my M M E E Ph Ph C C$.		
Gameten:	$My M E Ph C$ $my M E Ph C$	$My M E Ph C$ $my M E Ph C$
F_2 -Generation:	Wildgrau	Schwarz
Beobachtet:	28	7
Berechnet:	26,25	8,75

Kreuzung von Wildgrau ♀ mit Dunkeläugig-rothaarig ♂.

P_1 -Generation:	$My my M M E E Ph Ph C C$	$My my M M E E ph ph C C$
Gameten:	$My M E Ph C$ $my M E Ph C$	$My M E ph C$ $my M E ph C$

In der F_1 -Generation entstehen unter anderem wieder Wildgraue von der Formel: $My my M M E E Ph ph C C$.

Ein solches wildgraues F_1 -Weibchen wurde gekreuzt mit einem rothaarig-dunkeläugigen Männchen, das wahrscheinlich den negativen Faktor my homozygotisch enthielt.

Also F_1 -Generation:	Wildgrau ♀	×	Dunkeläugig-rothaarig ♂
	$My my M M E E Ph ph C C$		$my my M M E E ph ph C C$
Gameten:	$My M E Ph C$ $My M E ph C$ $my M E Ph C$ $my M E ph C$	×	$my M E ph C$

- F_2 -Generation:
1. $My my M M E E Ph ph C C$ = Wildgrau,
 2. $My my M M E E ph ph C C$ = Rothaarig-dunkeläugig,
 3. $my my M M E E Ph ph C C$ = Schwarz,
 4. $my my M M E E ph ph C C$ = Rothaarig-dunkeläugig.

Die theoretische Erwartung war also a) 2 rothaarig-dunkeläugig, b) 1 wildgrau und c) 1 schwarz. MiB SOLLAS erhielt tatsächlich von a) 1 Exemplar, von b) 1 Exemplar und von c) 2 Exemplare.

Ebenso erhielt MiB SOLLAS die theoretisch erwarteten Typen einschließlich der abgeschwächt gefärbten aus der Kreuzung eines F_1 -wildgrauen Tieres mit einem cremefarbigem, das den kryptomeren Faktor My heterozygotisch enthielt (also $My my$).

Inzucht von F_1 -wildfarbigen Tieren aus der Kreuzung von Schwarz mit Rot-dunkeläugig oder Abgeschwächt-rot (Creme)-dunkeläugig.

F_1 -Generation:	Wildfarbig	×	Wildfarbig
	$My my M M E E Ph ph C C$	×	$My my M M E E Ph ph C C$

Es handelt sich auch hier um einen Fall von Dihybridismus.

Gameten:	$My M E Ph C$ $My M E ph C$ $my M E Ph C$ $my M E ph C$	×	$My M E Ph C$ $My M E ph C$ $my M E Ph C$ $my M E ph C$
----------	--	---	--

F_2 -Generation: Es entstehen theoretisch 16 Kombinationen in drei Phänotypen, nämlich wildgraue, schwarzé und rote Tiere im Zahlenverhältnis 9 : 3 : 4.

	Wildgrau	Schwarz	Rot	(Albinos)
Beobachtet:	72	14	45	(4)
Berechnet:	73,69	24,56	32,75	

Es hat sich also ein Überschuß an roten und ein Ausfall an schwarzen ergeben.

Kreuzung von F_1 -wildgrauen Tieren mit rothaarig-dunkeläugigen. Nach CASTLE entstehen aus dieser Kreuzung wildgraue, schwarze und rothaarig-dunkeläugige Tiere im Zahlenverhältnis 1 : 1 : 2. Hierzu bemerkt nun Miß SOLLAS, daß dabei der Umstand außer acht gelassen ist, daß der Ausgang der Zucht davon beeinflusst wird, ob die rothaarigen Tiere den Sprenkelungsfaktor My (A bei CASTLE, G bei Miß SOLLAS) enthalten oder nicht. Fehlt dieses Gen bei den rothaarigen ($my\ my\ M\ M\ E\ E\ ph\ ph\ C\ C$), dann bekommen wir allerdings ein wildfarbenes auf ein schwarzes und zwei rote Tiere in der Nachkommenschaft. Ist es homozygotisch vorhanden ($My\ My\ M\ M\ E\ E\ ph\ ph\ C\ C$), dann treten rote und wildgraue Junge in gleicher Anzahl auf (aber keine schwarzen). Ist das kryptomere Sprenkelungsgen bei den rothaarigen aber heterozygotisch vertreten ($My\ my\ M\ M\ E\ E\ ph\ ph\ C\ C$), so ist die theoretische Voraussicht: 3 Wildgraue auf 1 Schwarzes und 4 Rote. Miß DURHAM vermutet, daß CASTLE rothaarige $my\ my$ -Formen verwendet hat. Offenbar darf man annehmen, daß die rothaarigen Tiere, je nach dem Züchter, mit Bezug auf diesen kryptomeren Faktor verschieden, aber bei einem und demselben Züchter übereinstimmend sind.

Bei der Kreuzung von F_2 -wildgrauen Tieren (aus der Kreuzung von F_1 -wildgrauen mit rothaarigen) mit rothaarig-dunkeläugigen erhielt Miß SOLLAS 24 wildgraue, 3 schwarze und 19 rothaarig dunkeläugige.

Bei Kreuzung von F_2 -Wildgrauen untereinander traten im ganzen 19 Wildgraue, 5 Schwarze und 12 Rote auf.

Zählt man die Resultate sämtlicher Inzuchtkreuzungen von F_1 - und F_2 -Wildgrauen zusammen, so erhält man bei im ganzen 167 Varianten 91 wildgraue, 19 schwarze und 57 rothaarige, während man, wenn das Zahlenverhältnis 9 : 3 : 4 Gültigkeit hätte, 94 wildgraue, 31 schwarze und 42 rothaarige erwarten würde, also immer noch der starke Überschuß an rothaarigen und das starke Defizit bei den schwarzen. Dagegen zeigt das tatsächliche Verhältnis von Wildgrau zu Schwarz und Rot zusammengenommen eine sehr große Annäherung an das theoretisch berechnete.

Miß SOLLAS hat F_1 -Graue und F_2 -Graue mit F_1 -Schwarzen (beide aus der Kreuzung von Schwarz \times Rot (intensiv oder abgeschwächt, d. h. creme) miteinander gekreuzt und im ganzen 50 schwarze und 13 rote (oder creme) Nachkommen erhalten. Theoretische Erwartung (3 : 1) 47,25 : 15,75. Eine leidliche Annäherung!

Kreuzung des dunkeläugig-rothaarigen (mit dem kryptomeren Sprenkelungsgen behafteten) Typus mit dem schokoladebraunen.

P_1 -Generation: $My\ My\ M\ M\ E\ E\ ph\ ph\ C\ C \times my\ my\ m\ m\ E\ E\ Ph\ Ph\ C\ C$.

F_1 -Generation: $My\ my\ M\ m\ E\ E\ Ph\ ph\ C\ C =$ wildgrau.

Gameten:	$My\ M\ E\ Ph\ C$	$My\ M\ E\ Ph\ C$
	$My\ M\ E\ ph\ C$	$My\ M\ E\ \hat{p}h\ C$
	$My\ m\ E\ Ph\ C$	$My\ m\ E\ Ph\ C$
	$My\ m\ E\ ph\ C$	$My\ m\ E\ ph\ C$
	$my\ M\ E\ Ph\ C$	$my\ M\ E\ Ph\ C$
	$my\ M\ E\ ph\ C$	$my\ M\ E\ ph\ C$
	$my\ m\ E\ Ph\ C$	$my\ m\ E\ Ph\ C$
	$my\ m\ E\ ph\ C$	$my\ m\ E\ ph\ C$

Rechnet man das aus, so erhält man in der F_2 -Generation 1. Wildgrau, 2. Schwarz, 3. Zimtgrau, 4. Schokoladebraun, 5. Dunkeläugig-rothhaarig mit My , 6. Dunkeläugig-rothhaarig mit my , 7. Rotäugig-rothhaarig mit My , 8. Rotäugig-rothhaarig mit my und zwar im Zahlenverhältnis 27 : 9 : 9 : 3 : 9 : 3 : 3 : 1. Da aber die kryptotypisch verschiedenen Dunkeläugig-rothhaarigen mit My und my phänotypisch identisch sind und ebenso die My - und my -Kryptotypen der Rotäugig-rothhaarigen, so erhalten wir bloß folgende Phänotypen in dem beigedruckten Zahlenverhältnis: 1. 27 Wildgrau; 2. 9 Schwarz; 3. 9 Zimtgrau; 4. 3 Schokoladebraun; 5. 12 Dunkeläugig-rothhaarig; 6. 4 Rotäugig-rothhaarig.

Die verschiedenen Zuchten führten zu dem folgenden Gesamtergebnis, aus dem, da Albinos auftreten, ersichtlich ist, daß einzelne von den F_1 -Wildgrauen mit Bezug auf das Chromogen heterozygotisch gewesen sind.

F_2 -Generation	Wildgrau	Schwarz	Zimtgrau	Schokolade- braun	Dunkeläugig- rothhaarig	Rotäugig- rothhaarig	(Albinos)
Beobachtet	33	9	8	7	10	6	(8)
Berechnet	30,8	10,3	10,3	3,4	13,7	4,6	—

Kreuzung von Schwarzäugig-Rothaarig (mit my) mit Schokoladebraun.

P_1 -Generation: $my my M M E E ph ph C C \times my my m m E E Ph Ph C C$

F_1 -Generation: $my my M m E E Ph ph C C = \text{schwarz.}$

Ein Fall von Dihybridismus.

Gameten: $my M E Ph C$ $my M E ph C$
 $my M E ph C$ $my m E Ph C$
 $my m E Ph C$ $my m E ph C$
 $my m E ph C$ $my m E ph C$

F_2 -Generation: Es sollten folgende 4 Phänotypen im folgenden Zahlenverhältnis auftreten: 9 Schwarz, 3 Schokoladebraun, 3 Dunkeläugig-rothhaarig und 1 Rotäugig-rothhaarig, oder, wenn man den Unterschied in der Augenfarbe der Rothaarigen vernachlässigt: 9 Schwarz : 3 Schokoladebraun : 4 Rothaarig. Tatsächlich erhielt Miß SOLLAS 73 schwarze, 21 schokoladebraune und 23 rote F_2 -Varianten (wobei die Abstufung in der Pigmentierung vernachlässigt ist), während nach der theoretischen Voraussicht 65,8 schwarze, 21,9 braune und 29,3 rote im Durchschnitt einer großen F_2 -Population zu erwarten waren. Es fällt hier wiederum das Defizit an Roten auf.

Kreuzung von Rotäugig-Rot (inklusive Rotäugig-creme) mit Schokoladebraun (mit Zimtgrau in der F_1 -Generation).

P_1 -Generation: $My My m m E E ph ph C C \times my my m m E E Ph Ph C C$

F_1 -Generation: $My my m m E E Ph ph C C = \text{Zimtgrau}$

Gameten: $My m E Ph C$, $My m E ph C$, $my m E Ph C$ und $my m E ph C$.

F_2 -Generation:

Theoretische Erwartung:	9	Zimtgrau	3	Schokoladebraun	4	Rotäugig-rot.
Beobachtet:	30	„	14	„	21	„
Berechnet:	36,6	„	12,2	„	16,2	„

Miß SOLLAS hat eine Reihe von Experimenten, über die sie genau berichtet, angestellt, um zu prüfen, ob unter den F_2 -Zimtgrauen der theoretischen Voraussicht gemäß auch völlig homozygotische Tiere auftreten. Die Versuchsergebnisse lassen das als wahrscheinlich erscheinen.

Kreuzung von Schwarz mit Rotäugig-rot (inklusive Rotäugig-creme).

P_1 -Generation: $mymyMMEEPhPhCC \times MymymmEEphphCC$

F_1 -Generation: $\frac{1}{2}MymyMmEEPhphCC = \text{Wildgrau.}$

$\frac{1}{2}mymyMmEEPhphCC = \text{Schwarz.}$

a) Inzucht der schwarzen F_1 -Heterozygoten $mymyMmEEPhphCC$

Gameten: $myMEPhC$ $myMEPhC$
 $myMEphC$ $myMEphC$
 $mymEPhC$ $mymEPhC$
 $mymEphC$ $mymEphC$

F_2 -Generation: Es entstehen theoretisch 16 Kombinationen mit den 4 Phänotypen Schwarz, Schokoladebraun, Rothaarig-dunkeläugig und Rothaarig-rotäugig im Zahlenverhältnis 9:3:3:1.

Beobachtet: 19 Schwarz; 5 Schokoladebraun; 4 Dunkeläugig-rot; 2 Rotäugig-rot

Berechnet: 16,9 „ 5,6 „ 5,6 „ 1,9 „

b) Kreuzung der obigen schwarzen F_1 -Heterozygoten mit rotäugig-rot (oder rotäugig-cremefarbenen) Tieren (mit $mymy$).

$mymyMmEEPhphCC \times mymymmEEphphCC$

Gameten: $myMEPhC$
 $myMEphC$
 $mymEPhC$ $×$ $mymEphC$
 $mymEphC$

F_2 -Generation: Es entstehen 4 Genotypen, die zugleich Phänotypen sind, in durchschnittlich gleicher Zahl, nämlich

1. $mymyMmEEPhphCC = \text{Schwarz;}$
2. $mymyMmEEphphCC = \text{Dunkeläugig-rothaarig;}$
3. $mymymmEEPhphCC = \text{Schokoladebraun;}$
4. $mymymmEEphphCC = \text{Rotäugig-rothaarig.}$

Hierbei, sowie bei der nachfolgenden Zusammenstellung der tatsächlichen Befunde, sind die Intensitätsabstufungen der Farben vernachlässigt worden.

F_2 -Generation:	Schwarz	Schokoladebraun	Dunkeläugig-rot	Rotäugig-rot
Beobachtet:	14	18	12	15
Berechnet:	14,75	14,75	14,75	14,75

c) Kreuzung der obgenannten wildgrauen F_1 -Heterozygoten mit rotäugig-rot (inkl. rotäugig-cremehaarigen) Tieren.

Das Resultat des Versuches hängt natürlich vollständig davon ab, in welcher Form der rotäugig-rothaarige Phänotypus den kryptomeren Sprenkelungsfaktor enthält, ob homozygotisch den positiven ($MyMy$) oder homozygotisch den negativen ($mymy$), oder ob dieser Faktor heterozygotisch vorkommt ($Mymy$). Führt der rotäugig-rothaarige Typus den negativen Sprenkelungsfaktor homozygotisch ($mymy$), so gestalten sich die Verhältnisse theoretisch folgendermaßen:

Ausgangsgeneration: F_1 -Wildgrau $×$ Rotäugig-rothaarig
 $MymyMmEEPhphCC \times mymymmEEphphCC$

Gameten: $MyMEPhC$
 $MyMEphC$
 $MymEPhC$
 $MymEphC$ $×$ $mymEphC$
 $myMEPhC$
 $myMEphC$
 $mymEPhC$
 $mymEphC$

Wie leicht ersichtlich, ergeben sich folgende Kombinationen:

1. $My\ my\ M\ m\ E\ E\ Ph\ ph\ C\ C$ = Wildgrau,
2. $My\ my\ M\ m\ E\ E\ ph\ ph\ C\ C$ = Dunkeläugig-rothaarig mit $My\ my$
3. $My\ my\ m\ m\ E\ E\ Ph\ ph\ C\ C$ = Zimtgrau,
4. $My\ my\ m\ m\ E\ E\ ph\ ph\ C\ C$ = Rotäugig-rothaarig mit $My\ my$
5. $my\ my\ M\ m\ E\ E\ Ph\ ph\ C\ C$ = Schwarz,
6. $my\ my\ M\ m\ E\ E\ ph\ ph\ C\ C$ = Dunkeläugig-rothaarig mit $my\ my$
7. $my\ my\ m\ m\ E\ E\ Ph\ ph\ C\ C$ = Schokoladebraun,
8. $my\ my\ m\ m\ E\ E\ ph\ ph\ C\ C$ = Rotäugig-rothaarig mit $my\ my$

also folgende 6 Phänotypen im folgenden theoretischen Zahlenverhältnis: 1 Wildgrau, 1 Zimtgrau, 1 Schwarz, 1 Schokoladebraun, 2 Rotäugig-rothaarig, 2 Dunkeläugig-rothaarig.

Man sieht es nun den Rothaarigen nicht an, in welcher Weise sie kryptomer mit dem Sprenkelungsfaktor behaftet sind. Zu einer solchen Feststellung ist eine kreuzungsanalytische Untersuchung nötig. Bei den Experimenten, deren Resultate für die nachfolgende Tabelle verwertet worden sind, ist auf die kryptomere Beschaffenheit der rothaarigen Zuchteltern keine Rücksicht genommen.

F_2 -Generation aus F_1 -Wildgrau \times Rotäugig-rothaarig (wie oben).

	Wildgrau	Schwarz	Zimtgrau	Schokolade- braun	Dunkeläugig- rothaarig	Rotäugig- rothaarig	(Albinos)
Beobachtet	2	3	3	2	3	5	2

CASTLES Zuchtversuche mit dreifarbigigen Meerschweinchen.

Neuerdings hat **W. E. Castle** das dreifarbige Haarkleid bei Meerschweinchen zum Gegenstand von experimentellen Untersuchungen gemacht und darüber 1912 referiert. Einleitend erinnert er an **GALTONS** berühmte Behandlung der Frage bei dreifarbigigen Hunden im Zusammenhang mit dessen Gesetz vom Ahnenerbe (s. S. 432 ff.) und wundert sich auch, daß der Fall nicht neuerdings nachgeprüft worden sei, während doch allgemein zugegeben werde, daß **GALTONS** Gesetz für die Vererbung der Farbe keine Gültigkeit hat.

Schon **ALDROVANDUS** hat die Dreifarbigkeit beim Meerschweinchen (kurz nach 1550) erwähnt. Die Eingeborenen von Peru halten die Rasse als Nutztier für das Fleisch. Das geschieht zweifellos schon seit Jahrhunderten und geschah schon lange vor der Entdeckung Amerikas. Aber diese dreifarbige Form läßt sich nicht rein züchten.

Das dreifarbige Meerschweinchen ist weiß mit unregelmäßigen, aber deutlichen schwarzen und gelben Flecken. Dreifarbige erzeugen untereinander neben dreifarbigem auch zweifarbigem, nämlich schwarz und weiß oder gelb und weiß. Junge, niemals aber (soweit **CASTLES** Erfahrung reicht) solche ohne Weiß. Sowohl die schwarz-weißen, als die gelb-weißen Kinder Dreifarbiger können dreifarbigem Junge zeugen. Diese Erscheinung wird durch die nachfolgende Übersicht der Vererbungsverhältnisse bei einer Meerschweinchenrasse demonstriert, bei welcher Dreifarbigkeit vorkommt.

Neben den stets inkonstant zweifarbigem Meerschweinchen gibt es aber auch reine, konstant zweifarbige Rassen, die bei Inzucht stets nur zweifarbige Nachkommen ihres Phänotypus erzeugen.

Eltern	Junge			
	Dreifarbig	Schwarz und Weiß	Gelb und Weiß	% Dreifarbig ³
Dreifarbig × Dreifarbig	8	1	5	57
Dreifarbig × Schwarz und Weiß	9	3	5	53
Dreifarbig × Gelb und Weiß	13	2	9	54
Schwarz und Weiß × Schwarz und Weiß	1	3	2	17
Schwarz und Weiß × Gelb und Weiß	6	1	1	75
Gelb und Weiß × Gelb und Weiß	9	2	9	45
Total	46	12	31	52

CASTLE legt sich diese Verschiedenheit folgendermaßen zurecht. Ein schwarz und weißes, reinrassiges Tier führt wohl eine chromogene Substanz, welche unregelmäßig über die Haut verteilt ist. Wo diese Substanz fehlt, entsteht ein weißer Bezirk. Der besondere Faktor für Schwarz dagegen (wahrscheinlich ein Enzym) kommt überall in der Haut vor, so daß die Farbe überall da, wo sie überhaupt zustande kommt, schwarz wird. Von einem reinrassigen, gelb und weißen Tier kann man ebenfalls annehmen, daß das Chromogen unregelmäßig über die Haut verbreitet ist, daß aber der Schwarz-Faktor ganz fehlt.

Es gibt gelbe Rassen, welche keine weißen, dafür aber schwarze Flecken besitzen. Bei solchen Tieren ist offenbar das Chromogen überall in der Haut vorhanden, aber das Melanogen nur stellenweise.

Da der dreifarbige Typus ein gelber mit weißen und schwarzen Flecken ist, so kommt er durch unregelmäßige Verteilung von zwei verschiedenen chemischen Substanzen in der Haut zustande, des Chromogens und des Melanogens. Beide sind unabhängige Erbfaktoren. Es ist deshalb nicht anzunehmen, daß sie gewöhnlich in ihrer Ausbreitung und Verteilung zusammenfallen. Breitet sich das Melanogen über alle farbigen Stellen aus, so wird das Tier schwarz und weiß. Findet es sich nur in Bezirken, wo das Chromogen fehlt, so bleibt es ohne sichtbare Wirkung. Das Tier wird gelb und weiß. Wenn aber das Melanogen nur in einem Teil der farbigen Bezirke zur Ausbildung gelangt, so werden nur diese Bezirke schwarz, die übrigen farbigen Bezirke gelb und der Rest (wo kein Chromogen vorkommt) weiß. Es entsteht der dreifarbige Typus. Aber die genotypische Zusammensetzung dieser Dreifarbigen ist nicht verschieden von der der Schwarzweißen oder Rotweißen, welche von der nämlichen Rasse hervorgebracht werden, für die die Unregelmäßigkeit in der Verteilung der beiden Faktoren charakteristisch ist.

CASTLE zeigt sodann, daß die GALTONschen Fälle dreifarbiger Dachshunde von ähnlichen Gesichtspunkten aus zu betrachten sind. Auch GALTON beobachtete, daß weder die dreifarbigen noch die nicht dreifarbigen Hunde mit Bezug auf ihren Färbungs- und Zeichnungscharakter konstant sind, wenn sie auch mehr Nachkommen von ihrer eigenen Beschaffenheit produzieren. Dieses letztere trifft auch, wie die Tabelle zeigt, für die Meerschweinchen zu.

Wir können den Leser noch darauf aufmerksam machen, daß H. D. GOODALE und T. H. MORGAN eben (1913) zahlreiche Experimente über die Vererbung der Dreifarbigkeit bei Meerschweinchen veröffentlicht haben. Die Abhandlung enthält eine große Anzahl von schematisierten Textfiguren.

II. Selektionsversuche mit Farben- und Zeichnungsrasen. H. MacCurdy and W. E. Castle.

a) Versuche, die MACCURDY und CASTLE unternommen haben, in der Absicht, bestimmte Zeichnungsmuster durch Selektion erblich zu fixieren.

Solche Versuche sind — mit im ganzen negativem Erfolge — von **MacCurdy and Castle (1907)** angestellt worden. CASTLE hatte (siehe oben S. 684) die Vermutung geäußert, daß die bestimmt lokalisierten Färbungszentren der Meerschweinchen-schecke, die Augen-, Wangen-, Nacken-, Schulter-, Seiten- und Hinterrumpfflecken (Fig. 153—160), autonome Vererbungseinheiten darstellen, obschon er aus experimenteller Erfahrung wußte, daß sie dann jedenfalls nicht den gewöhnlichen Regeln alternativer Vererbung gehorchen. Zur Prüfung dieser Hypothese unternahm CASTLE in Verbindung mit MACCURDY Versuche, um solche reine Rassen von Meerschweinchen zu erzeugen, die bestimmte Pigmentzonen besitzen, andere aber vermissen lassen. Drei verschiedene, partiell-albinistische Formen, die sich unter dem gefleckten Zuchtmaterial vorfanden, wurden zur Zucht benutzt: die Holländer, die Kopffleckformen und die Schwarznasen.

Die Bezeichnung **Holländerzeichnung** (*Dutch-marked-pattern*, Fig. 162) stammt von der Kaninchenzucht. Der Vorderkörper mit den Vorderbeinen ist weiß, der Hinterkörper farbig (schwarz, grau, blau, gelb usw.). Beide Bezirke sind scharf ringförmig voneinander abgegrenzt. Am Kopf fließt der Augen- mit dem Ohrenfleck jederseits zu einem größeren Farbfleck zusammen, der sich auf die Ohren ausdehnt und zwischen und hinter den Ohren sich mit dem gegenüberliegenden verbindet. Stirne, Schnauze und Kopfunterseite bleiben weiß. Auch die Hinterfüße sind weiß. Das kontinuierliche Farbenkleid des Hinterkörpers ist durch Ausdehnung und Zusammenfließen der Seiten- und Hinterrückenflecken entstanden. Die Schulterflecken fehlen. Diese von den Züchtern verlangte Zeichnung wird nur selten rein realisiert.

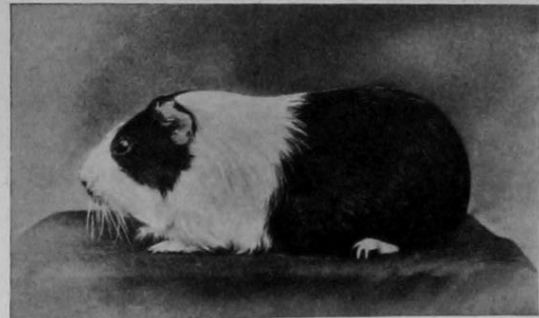


Fig. 162.

Meerschweinchen mit Holländerzeichnung (Serie D). Das Haar ist kurz und glatt. Nach MACCURDY and CASTLE, 1907.

Bei der **Kopffleckzeichnung** (Fig. 163) kommen nur die pigmentierten Augen- und Ohrenflecken vor, die bald zusammenfließen und bald nicht.

Bald fehlt der eine, bald der andere. Im übrigen ist der Körper rein weiß. Bei den *Pigmentnasen* (Fig. 164), deren Zeichnung seltener vorkommt als die beiden vorhergehenden, ist der ganze Körper weiß mit Ausnahme der vorderen Kopfregion von den Augen an, die sonst bei den Meerschweinchenschecken unpigmentiert zu sein pflegt.

Die Einzelresultate der sehr zahlreichen Experimente werden in 24 Tabellen übersichtlich zusammengestellt. Wir müssen uns begnügen, die allgemeinen Resultate hervorzuheben. Für die beiden Gruppen *Holländer-* und *Kopffleckzeichnung* gelangten im ganzen 1048 Zuchttiere (die bis zu vier Generationen angehören) zur Beobachtung. Es ließ sich nun nachweisen, daß man wohl durch Selektion die Ausdehnung, den Umfang, der Pigmentflecke vergrößern resp. verkleinern kann, daß es aber unmöglich ist, die Pigmentierung durch Selektion mit bestimmten Körperstellen dauernd zu verknüpfen, so daß eine ganz bestimmte fixe Zeichnung, ein charakteristisches „Muster“, entstände. Wenn die Pigmentierung unter

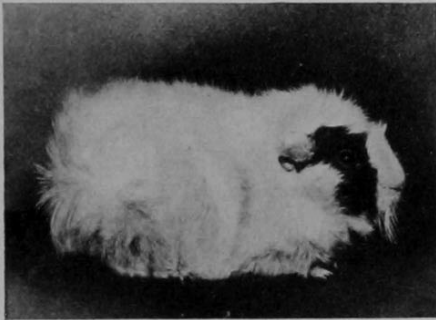


Fig. 163.

Meerschweinchen mit *Kopffleckzeichnung* (Serie H). Nach MAC CURDY and CASTLE, 1907.

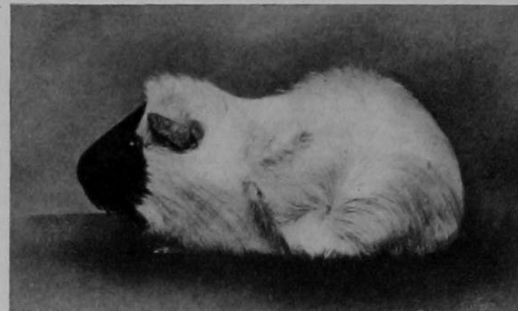


Fig. 164.

Meerschweinchen mit *Nasenfleckzeichnung* (Serie N). Nach MAC CURDY and CASTLE, 1907.

dem Einfluß der Selektion zu- oder abnimmt, so werden die verschiedenen Pigmentzentren in folgender absteigenden Reihenfolge beeinflusst: Schultern, Seitenteile, Hinterrücken, Kopf. Es ist dabei gleichgültig, welche besonderen Flecken bei den ausgewählten Eltern figurierten.

Nicht ganz so negative Resultate erhielten MAC CURDY und CASTLE bei den *Pigmentnasen*. Der Prozentsatz von gefärbtnasigen Jungen nimmt in dem Maße zu, als *Pigmentnasen* in der Aszendenz vorkommen. Dieser Zeichnungscharakter wird offenbar in schwacher Weise vererbt und läßt sich allmählich, aber nur ganz allmählich, durch Selektion in der Nachkommenschaft fixieren. Nach einer zwei Generationen hindurch fortgesetzten Auslese ist allerdings der Erblichkeitskoeffizient nicht größer als bei dem Stammännchen. Ob er schließlich doch noch erhöht werden könnte, ist eine offene Frage.

Ein Vergleich der Resultate der Selektionsversuche bei den Meerschweinchen mit denen bei den Ratten läßt zum Teil Übereinstimmung, zum Teil Verschiedenheit erkennen. Die Übereinstimmung besteht darin, daß man in beiden Fällen das Durchschnittsmaß des Umfanges der pigmentierten Bezirke durch Selektion

vergrößern kann. Während aber die Reduktion der pigmentierten Körperoberfläche sich bei den Ratten in ganz bestimmten Pigmentbezirken (Haube, Rückenstreifen) abspielt, manifestieren sich bei den Meerschweinchen die Folgen einer auf Reduktion des Pigmentareals gerichteten Selektion in doppelter Weise, einmal durch Reduktion der Zahl und sodann durch Verkleinerung des Umfanges der Pigmentflecke. Es ist bei den Meerschweinchen nicht möglich, bei einem Zuchtversuche willkürlich vorauszubestimmen, welche Bezirke bei den Jungen pigmentiert sein werden (vielleicht mit Ausnahme der Pigmentnase); ebensowenig wie man bei den Ratten gleichzeitig den Umfang der Haube vergrößern und denjenigen des Rückenstreifens verringern kann. — Bei der Beurteilung der Resultate von MAC CURDY und CASTLE muß im Auge behalten werden, daß ihre Selektionsversuche sich nur auf die Zahl, nicht auf die Ausdehnung der Pigmentplatten bezog. Dies ist den Verff. zufolge der Grund der beobachteten Regression in der Zahl der pigmentierten Bezirke, die sich aber nicht auf die Gesamtausdehnung des pigmentierten Areals bezog. Letztere Regression würde, glauben die Verff., wohl auch eintreten, wenn man extreme Varianten auswählen würde. In der Tat haben sie dieselbe konstatiert, als sie Meerschweinchen zur Nachzucht auswählten, bei denen das Pigment auf das Auge beschränkt war. Die Jungen zeigten fast immer mehr Pigment als ihre Eltern. Wenn auch die Verff. die Selektion als einen wichtigen Faktor betrachten, der nicht nur zur Isolation diskontinuierlicher Variationen, sondern auch zu ihrer Erzeugung eine wichtige Rolle spielt, so betrachten sie doch die ganze Frage noch als eine offene.

b) Der Ursprung einer Farbenmutation nach Selektion.

Wir wollen noch über Castles Mitteilung (1912) über den Ursprung eines rotäugigen Meerschweinchens mit farbigem Pelz referieren, die für wichtige, allgemeine Fragen von Bedeutung ist. CASTLES Stellungnahme in mehreren solchen Fragen (Gametenreinheit, Erfolg fortgesetzter Selektion usw.) ist dem Leser schon bekannt. — CASTLE sagt zunächst, daß die Züchter schon lange gern eine „blaue“ Varietät des Meerschweinchens gezüchtet hätten, daß ihnen das aber nicht gelungen sei. Es handelt sich um das bei den Mäusen bekannte Blau, das durch Ausfall des Pigmentverdichtungs-faktors P zustande kommt (vergl. Miß SOLLAS, S. 690). Das blaue Aussehen ist die Folge der Verringerung der Zahl der schwarzen Pigmentkörnchen in den Haaren. CASTLES eigene Versuche in dieser Richtung datieren schon ca. 8 Jahre zurück. Nach Analogie der Züchtung von blauen Andalusierhühnern versuchte er eine blaue Varietät durch Kreuzung von Schwarz mit Weiß zu erzeugen. Es zeigte sich, daß die Resultate verschieden ausfallen, je nach dem weißen Stamm, der verwendet wird. Ein albinotischer Himalayastamm (mit kryptomerem Tiefschwarz) gekreuzt mit Schwarz erzeugte schwarze Heterozygoten mit nicht abgeschwächtem Schwarz. Bei der Paarung eines sehr leicht pigmentierten Albinos (mit kryptomerem Creme oder Blaugelb) mit Schwarz zeigten die Nachkommen ein viel matteres Schwarz, aber nicht das gewünschte Blau. Das Kreuzungsergebnis war genau so, wie wenn Schwarz direkt mit der kryptomeren Farbe gekreuzt worden wäre.

Da bei der Kreuzung mit einem Cremestamm das blasseste Schwarz erzielt worden war, so beschränkte CASTLE seine weiteren Zuchtversuche auf diese Cremesippe und die albinotischen Nachkommen derselben. In jeder nächsten Generation wurden die hellsten unter den schwarzen Heterozygoten mit den hellsten cremefarbigsten Tieren (oder Albinos) gekreuzt. Auf diese Weise wurde eine sehr beträchtliche Reduktion in der Menge des Haarpigmentes herbeigeführt. Die Haare der schwarzen Individuen waren nun nur an der Spitze mattschwarz, im übrigen waren sie seidigcreme, was auf eine große quantitative Reduktion sowohl des schwarzen als des gelben Pigmentes hinwies. CASTLE nennt diese Individuen „for convenience“ „blaue“. — Solche blaue Formen ergaben bei der Kreuzung mit cremefarbigsten 17 blaue, 15 cremefarbige und 13 weiße Junge. Die MENDELSche Erwartung ist, unter der Voraussetzung, daß alle farbigen Eltern den Albinismus rezessiv enthielten, 3 : 3 : 2. In der letzten solchen Kreuzung gebar die blaue Mutter ein weibliches Junges, das stark einem Albino gleicht, rote Augen und im allgemeinen ein weißes Haarkleid hat, mit Ausnahme von blauen Flecken auf der rechten Seite des Kopfes und an den Hüften. „Wie bei der rotäugigen Maus ist die Haarfarbe entschieden blaß. In der Iris läßt sich beiderseitig ein schwacher Pigmentstreifen erkennen.“

CASTLE schreibt das Auftreten dieser rotäugigen Variation des Meerschweinchens der systematischen Selektion zu. Es handle sich vielleicht nur um einen besonders langen Schritt im Verlaufe der durch Selektion hervorgerufenen Umwandlung. Vielleicht existiere ein Kausalnexus zwischen den kleinen durch Zuchtwahl erzielten Schritten und den längeren, die uns als Mutationen entgegentreten.

III. Langes und kurzes, wirres und glattes Haar. Castle. Castle and Alexander Forbes.

a) Langhaarigkeit und Kurzhaarigkeit.

Die Untersuchungen von Castle (1903, 1905) und Castle und Forbes (1906) über diese Merkmale sind von sehr beträchtlichem Interesse, weil sie zweifellos ganz dazu angetan zu sein scheinen, Zweifel an der Lehre von der absoluten Reinheit der Gameten aufkommen zu lassen.

Die gewöhnlichen Meerschweinchen sind, wie die wilde Form *Cavia aperea*, kurzhaarig (Fig. 149, 162, 171), d. h. ihre längsten Konturhaare werden nicht länger als ca. 4–5 cm, während die langen Haare der „Angora“-Rassen bis gegen 20 cm erreichen können. Die beiden Haarformen sind in charakteristischer Weise verschieden. Die längsten Haare der kurzhaarigen Form sind gegen ihre Basis verdünnt (Fig. 165 A), weil hier das Haarmark völlig fehlt. Solche Haare wachsen nicht weiter. Früher oder später fallen sie aus. Bei den Angoras (Fig. 166) hingegen hört das Haarfollikel (Fig. 165 B) nicht auf, Marksubstanz zu bilden, wenn eine bestimmte Haarlänge erreicht ist, sondern das Haarwachstum ist unbegrenzt, d. h. vielmehr, es endigt nur mit der Degeneration des Haarfollikels. — Die beiden scharf unterschiedenen Haarformen erinnern an die Körper- und Kopfhaare des Menschen, an die Körperhaare einer-

seits und die Mähnen- und Schwanzhaare andererseits des Pferdes usw. Die Angoras haben beide Haartypen; der unbegrenzt wachsende findet sich aber nur auf dem Rücken und an den Seiten.

CASTLE operierte mit zwei Typen kurzhaariger Meerschweinchen, Typus A, mit der ausnahmsweise geringen Haarlänge von 33–35 mm und Typus B mit einer zwischen 35 und 50 mm schwankenden Haarlänge. Die unbegrenzt fortwachsenden Haare der Angoras werden als Haartypus D bezeichnet. Kreuzt man Angoras untereinander, so entstehen immer nur Angoras. Sechs verschiedene Angoramännchen mit 19 verschiedenen, ebenfalls langhaarigen Weibchen gekreuzt, ergaben 49 langhaarige Junge. Daraus schon ergibt sich die Vermutung, daß die Langhaarigkeit ein rezessives Merkmal ist. Dies bestätigen die weiteren Experimente, welche zeigen, daß bei Paarung kurzhaariger Meerschweinchen, beispielsweise vom Typus B, mit Angoras (D) lauter kurzhaarige F_1 -Junge entstehen, immerhin von einer durchschnittlichen Haarlänge von 40–50 mm (anstatt 35–50, wie bei dem kurzhaarigen P_1).

Kurzhaarigkeit ist also dominant über Langhaarigkeit (Angorapelz).

Kreuzt man nun die kurzhaarigen F_1 -Hybriden $B \times (D)$ untereinander, so ist nach den Regeln der alternativen Vererbung zu erwarten, daß in der F_2 -Generation Kurzhaarige und Langhaarige im Zahlenverhältnis von 3:1 auftreten. Die F_2 -Generation aus der Kreuzung der kurzhaarigen F_1 -Hybriden, $B(D) \times B(D)$, entspricht dieser Erwartung nicht. Es entstehen zwar einerseits typische kurzhaarige und andererseits typische langhaarige Individuen, außerdem aber noch Individuen eines neuen intermediären Typus C, der weder von B, noch von D scharf getrennt ist, sondern aus Individuen besteht, die mit Bezug auf Haarlänge alle Zwischenformen zwischen B und D repräsentieren. Eine genauere Analyse dieser C-Zwischenformen zeigt:

1. Individuen, deren Haare noch nach dem 20. Alterstage weiterwachsen

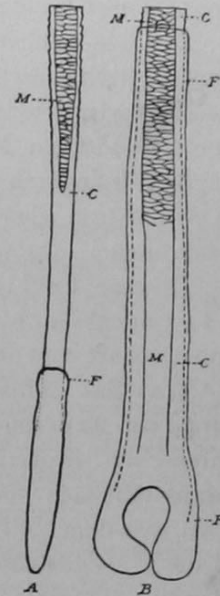


Fig. 165.

A Basis eines ausgewachsenen Haares mit begrenztem Wachstum; B Basis eines solchen mit unbegrenztem Wachstum bei der nämlichen Vergrößerung. Camerazeichnung. C Rinde; F Follikel; M Mark. Nach CASTLE and FORBES, 1906.

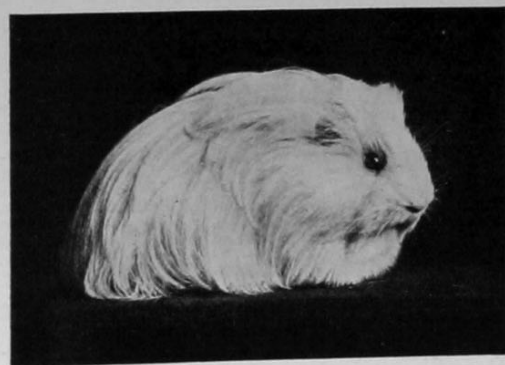


Fig. 166.

Weißes Angorameerschweinchen. Albino; glatt- und langhaarig. (♂ 2060.) Differentialformel $cc\ yy\ zz$. Nach CASTLE, 1905.

(freilich langsamer als die *D*-Haare), während die *B*-Haare nach diesem Zeitpunkt nicht mehr wachsen. Diese fortwachsenden Haare zeigen aber die deutliche Tendenz, schon bei viel geringerer Haarlänge auszufallen, als die typischen *D*-Haare.

2. Viele solcher Individuen zeigten ferner die Erscheinung, daß die langen Haare in geringerer Zahl vorkommen als bei den typischen *D*-Tieren.

Diese Individuen sind Beispiele für eine Mosaikvererbung. Die alternativen Merkmale treten nebeneinander auf.

3. Bei anderen Individuen der *C*-Gruppe scheinen nur Haare mit beschränktem Wachstum aber von beträchtlicherer Länge, von etwa 60–80 mm Länge, vorzukommen.

Diese Individuen stellen wahre Zwischenformen dar (intermediäre Vererbung). Es ist aber nicht möglich, die Zwischenformen scharf von den Mosaikformen zu unterscheiden.

Was das Zahlenverhältnis anbetrifft, so fand CASTLE in einer bestimmten Gruppe von Experimenten: 29 *B*-Individuen, 12 *C*-Individuen und 10 *D*-Individuen, während die theoretische Erwartung war: 38 *B*-Individuen und 13 *D*-Individuen. Hieraus läßt sich vielleicht schließen, daß sich die *C*-Individuen sowohl aus dem *B*- als aus dem *D*-Typus rekrutierten, und die Annahme scheint unvermeidlich, daß die F_1 -Generation *B* (*D*) nicht streng reine Gameten, d. h. reine *B*-Gameten und reine *D*-Gameten, und zwar in gleicher Zahl gebildet hat.

Rückkreuzung kurzhaariger *B* (*D*)-Hybriden mit der langhaarigen Grundform *D*. Theoretische Erwartung unter Voraussetzung alternativer Vererbung und der Reinheit der Gameten: Langhaarige und Kurzhaarige in gleicher Zahl. Experimentelles Resultat: 14 *B*-Individuen, 17 *C*-Individuen, 19 *D*-Individuen. Da erwiesenermaßen langhaarige (*D*-)Eltern ausschließlich langhaarige Kinder zeugen, so scheint die Annahme unvermeidlich, daß der *B*-(*D*)-Elter nicht nur *B*- und *D*-Gameten, sondern auch intermediäre (*C*-)Gameten gebildet hat.

Wenn schon eine erste Kreuzung von *B* und *D* die Gameten der F_1 -Hybriden *B* (*D*) wahrscheinlich so beeinflußt hat, daß unreine, in diesem Falle *C*-Gameten, gebildet werden, so ist zu erwarten, daß der wiederholte Hybridismus noch einen stärkeren Einfluß ausübt und *C*-Gameten noch in größerer Zahl gebildet werden.

CASTLE und FORBES benutzten deshalb *B* (*D*)-Hybride aus zwei aufeinanderfolgenden Kreuzungen mit *B* zur Kreuzung mit *D* und erhielten mit drei verschiedenen *D*-Exemplaren 32 *B*-Junge, 37 *C*-Junge und 29 *D*-Junge, also tatsächlich einen größeren Prozentsatz von *C*. Doch waren einige Junge gerade an der Grenze von *C* und *D*, und deshalb ist die Klassifikation etwas unsicher.

Wenn zwei sukzessive Kreuzungen die Reinheit der Gameten mehr beeinflussen als eine, so muß die *C*-Gruppe auf Kosten der *B*-Gruppe wachsen, für den Fall, daß *B* (*D*) aus zwei sukzessiven Kreuzungen mit *D* mit *D* gekreuzt wird. Der Erwartung entspricht der einzige beobachtete Fall von allerdings geringer Beweiskraft: 1 *B*, 3 *C*, 5 *D*.

Über die Natur der *C*-Individuen macht sich CASTLE folgende Überlegungen:

Entstehen sie vielleicht dadurch, daß bei der Kreuzung von *B* und *D* die Dominanz des *B*-Gens teilweise gehemmt wird?

Oder verdanken sie ihre Entstehung einer wirklichen Verschmelzung der beiden Gene *B* und *D* zu einem neuen „Charakter“ *C*?

Trifft das erstere zu, so wird *C* zweierlei Gameten bilden, *B* und *D*. Im letzteren Falle werden *C*-Individuen auch nur *C*-Gameten bilden, also einen neuen reinen Biotypus repräsentieren.

Kreuzung von *C* (*D*?) \times *D*. Resultat acht *C*, neun *D*. Offenbar war die elterliche *C*-Form heterozygotisch mit rezessivem *D*. Die Tatsache, daß keine *B*-Jungen entstanden, beweist, daß eben keine *B*-Gameten gebildet wurden. Der Versuch spricht zugunsten der Entstehung von *C* aus einer partiellen und dauernden Verschmelzung von *B* und *D*.

Kreuzung von *C* (*D*) (aus zwei sukzessiven Kreuzungen mit *D*) mit *D*. Diese Kreuzung sollte, verglichen mit dem vorigen Versuch, eine relativ größere Zahl von *D* ergeben, wenn Kreuzung die Unreinheit („Contamination“) der Gameten befördert. Das tatsächliche Ergebnis war 9 *C* und 18 *D*.

Im Anschluß an diese Versuche kommentieren CASTLE und FORBES ihre Auffassung des Faktors *C* in folgender Weise. Die *C*-Gruppe, sagen sie, ist keine natürliche, sie kann nicht als ein „unit-character“ (ein Gen oder Faktor im gewöhnlichen Sinne) betrachtet werden, sondern stellt bloß ein schwach entwickeltes („poorly developed“) *D* dar; *C* und *D* selbst sind nur willkürlich fixierte Stufen oder Grade innerhalb des Typus der kontinuierlich wachsenden Haare. Ist *C* eine Synthese von *B* und *D*, so nähert sich *C* um so mehr den Eigenschaften von *D*, je öfter die *B*-Aszendenz von *C* mit *D* gekreuzt wurde. Die Tatsache aber, daß *C*-Eltern Gameten erzeugen, die ungleich viel von dem *D*-Charakter an sich haben, scheint darauf hinzuweisen, daß die Synthese von *B* und *D* zu *C* noch eine unvollständige war, wie wenn 2 Ingredientien unvollständig gemischt sind, so daß verschiedene Proben der Mischung eine ungleiche Zusammensetzung haben. Diese Auffassung scheint den Verfassern durch das Ergebnis folgender Kreuzungsversuche von Exemplaren des *C*-Typus untereinander gestützt zu werden.

Kreuzung von $C_1 \times C_1$. In einer Familie kurzhaariger Meerschweinchen des Typus *B* traten bei Inzucht einige F_1 -Individuen auf, deren Haar etwa doppelt so lang war als das ihrer Eltern. Die langen Haare waren nicht sehr zahlreich. Inzucht dieser Langhaarigen ergab wieder langhaarige F_2 -Nachkommen, die aber untereinander mit Bezug auf Zahl und Dimension der langen Haare etwas verschiedenen waren. Durch 2 Generationen fortgesetzte selektive Zucht der am meisten langhaarigen Individuen ergab eine typische langhaarige Rasse C_1 , welche nicht verschieden ist von der durch Kreuzung von *B* und *D* entstandenen *C*-Rasse.

Inzucht dieser C_1 -Individuen lieferte langhaarige Nachkommen, die zwar mit Bezug auf die Haarlänge beträchtlich variierten, aber doch keine *B*-Individuen unter sich führten; es waren demgemäß von den C_1 -Eltern keine *B*-Gameten gebildet worden, obschon sie von der *B*-Rasse abstammten.

Kreuzung von C_1 und D ergab ungefähr gleich viele C und D , wobei gewisse Individuen gerade an der Grenze der beiden Typen standen. Ob schon also der C_1 -Typus sprunghaft entstanden ist, so zeigt er doch eine der Selektion zugängliche Variabilität.

CASTLE und FORBES neigen hinsichtlich der erblichen Merkmale zu folgender Hypothese. Jedes selbständig und unabhängig sich vererbende Merkmal ist in der Tat in den Gameten durch ein separates Element repräsentiert. Bei der Befruchtung vereinigt sich jedes mütterliche Element mehr oder weniger innig mit dem entsprechenden väterlichen und diese Vereinigung dauert alle Zellfolgen hindurch an, bis wieder neue Gameten entstehen. Dann trennt sich wieder jedes Element von seinem Partner, so daß beide in verschiedene Gameten gelangen. Während der Zeit ihrer Vereinigung jedoch beeinflussen sie sich gegenseitig. Die Beeinflussung ist in vielen Fällen der alternativen Vererbung eine äußerst geringe, fast nicht nachweisbare. In andern Fällen ist sie eine ganz beträchtliche, so daß sie sich in einer Befleckung der Nachkommen äußert; in extremen Fällen kommt es, z. B. bei der intermediären Vererbung (siehe Länge der Ohren beim Kaninchen), zu einer wirklichen Verschmelzung der homologen väterlichen und mütterlichen Elemente.

Diese Hypothese, die gewisse zytologische Befunde verwertet, ist nun freilich keineswegs neu, wie wir in dem Abschnitt über die Chromosomen als vermutete Vererbungsträger sehen werden, allein sie ist sehr geeignet, den Standpunkt der Verfasser in der so außerordentlich wichtigen Streitfrage der Gametenreinheit zu charakterisieren.

b) Wirres Haar und glattes Haar.

Bei gewissen zahmen Rassen ist der Pelz „wirrhaarig“ („rough Coat“ nach CASTLE, Fig. 167, 168, 170, 173). Die Haare weichen von bestimmten Zentren

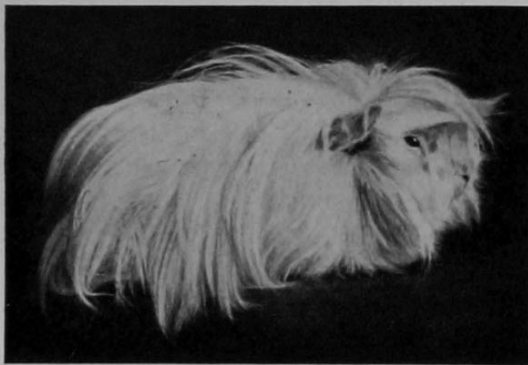


Fig. 167.

Weißes Peruaner-Meerschweinchen (♂ 2002).
Albino, wirrhaarig, langhaarig. Differentialformel
 $ccYYzz$. Nach CASTLE, 1905.

aus, die der Lage nach ungefähr den Pigmentzentren, von denen die Fleckenbildung ausgeht, entsprechen, auseinander, so daß ähnliche „Wirbel“ entstehen, wie der am Kopfhaar des Menschen. Zwischen diesen Wirbeln bildet das Haar ein System von Leisten oder Kämmen. Bei exquisit „wirr“- oder „wirbelhaarigen“ Tieren finden sich folgende paarige Wirbelzentren: a) das Auge, b) ein Punkt unmittelbar hinter dem Ohr, c) die Schulter, d) ein dorsolateraler Punkt an der Körperseite ungefähr halbwegs zwischen Schulter und Hüfte, e) die Hüfte, f) die Weiche, g) jede der beiden Brustwarzen. Da-

neben kommen folgende unpaarige Zentren vor: h) die Stirne, i) der Nabel. Wirrhaarigkeit findet sich sowohl bei kurzhaarigen Formen (den sogenannten Abessinern), als bei den als Peruvianer bezeichneten Angora-Meerschweinchen.

Kreuzt man wirrhaarige Meerschweinchen mit glatthaarigen, so erweist sich in der Regel die Wirrhaarig-

keit als vollkommen dominant. Da Wirrhaarigkeit ganz offenbar phylogenetisch jünger ist als Glatthaarigkeit, so haben wir hier einen exquiten Fall der Dominanz erdgeschichtlich jüngerer Merkmale vor uns.

Es gibt aber einzelne glatthaarige Individuen — CASTLE bezeichnet sie als präpotent —, welchen gegenüber die wirrhaarigen bei Kreuzung anders reagieren, indem ihre F_1 -Jungen die Wirrhaarigkeit in einem abgeschwächten Zustande aufweisen, indem einige Wirbel fehlen oder weniger gut ausgebildet sind. Solche Formen sind partiell wirrhaarig (Fig. 169).

Kreuzungen partiell wirrhaariger Exemplare ergaben in der F_2 -Generation 166 wirrhaarige und 20 partiell wirrhaarige; also eine ausgesprochene Rückkehr zur vollen Wirrhaarigkeit.

Eine genauere Analyse der Kreuzungen, bei denen partiell wirrhaarige Junge entstanden, macht es wahrscheinlich, daß es zwei Sorten von präpotenten Glatthaarigen gibt, nämlich homozygotisch präpotente und heterozygotisch präpotente. Die große Mehrzahl der glatthaarigen Meerschweinchen jedoch sind überhaupt nicht präpotent.

Kreuzt man wirrhaarige Meerschweinchen mehrere Generationen hintereinander mit präpotenten glatten, so tritt eine zunehmende Schwächung der Wirrhaarigkeit ein, bis dieser Charakter fast vollständig verschwindet. CASTLE beschreibt mehrere Stufen dieses Abschwächungsprozesses.

IV. Korrelation zwischen verschiedenen Eigenschaften des Haarkleides. Fehlen derselben. Castle.

Castle (1905) hat der für die Formbildung so wichtigen Frage der Korrelation beträchtliche Aufmerksamkeit geschenkt. Ist z. B. Wirrhaarigkeit häufiger

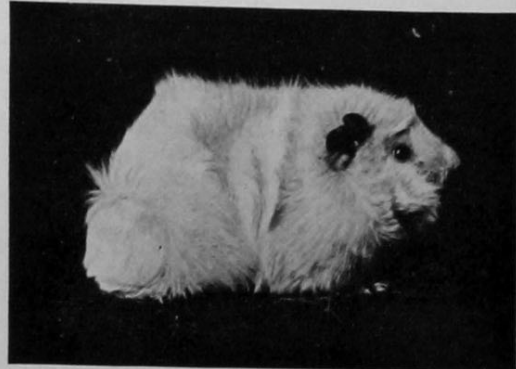


Fig. 168.

Meerschweinchen vom Typus der weißen Abesinier. Albinotisch, kurz- und wirrhaarig. ♂. Sohn von ♂ 2002, Fig. 167 und eines Cc -roten Engländer-Meerschweinchens ♀ 3. Differentialformel $ccYyZz$. Nach CASTLE, 1905.

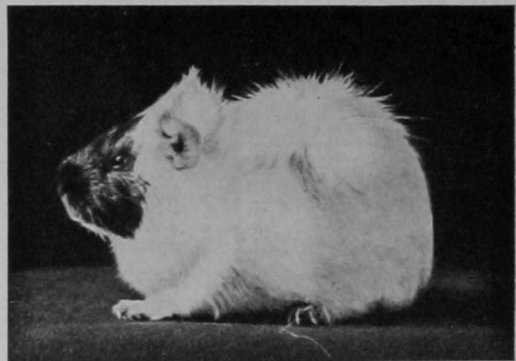


Fig. 169.

Dreifach heterozygotisches Meerschweinchen, $CcYyZz$. Sohn von ♂ 2002, Fig. 167 und einer schwarzäugig-weißen Mutter ♀ 2005, welche präpotent glatthaarig war. Die Wirrhaarigkeit ist unvollkommen ausgebildet (nur ein paar typische Rosetten). Teilweise pigmentiert. Nach CASTLE, 1905.

mit einem weißen als mit einem farbigen Haarkleid kombiniert? Kommt sie häufiger bei Angoras als bei kurzhaarigen Meerschweinchen vor?

Zur größeren Übersichtlichkeit wollen wir die in Betracht kommenden Faktoren und Symbole für dieselben aufführen.

C = Pigmentierungsgen.	c = Fehlen desselben. Albinismus.
Y = Gen für die Haarwirbelbildung, Wirrhaarigkeit.	y = Fehlen desselben. Glatthaarigkeit.
Z = Gen für die Beschränkung des Wachstums der Haare. Kurzhaarigkeit.	z = Fehlen desselben. Langhaarigkeit. Angorapelz.

Kreuzungsversuch

$$P_1: ccYYzz \times CCyyZZ$$

Wirrhaariges, albinistisches Angora-Meerschweinchen, reine Rasse (Fig. 167).

Farbiges, glatt- und kurzhaariges reinrassiges Meerschweinchen (Fig. 162, S. 699).



Fig. 170.

Meerschweinchen (♂ 2037) vom Typus der Schildpatt-Abessinier. Schwarz-rot pigmentiert, wirr- und kurzhaarig. Sohn von ♂ 2002, Fig. 167 und einer reinrassigen roten Engländermutter ♀ 755. Das Tier ist dreifach heterozygotisch: $CcYyZz$.
Nach CASTLE, 1905.

F_1 ergab wie erwartet ($CcYyZz$) lauter farbige, wirr- und kurzhaarige heterozygotische Junge, 29 der Zahl nach.

Diese Hybriden (es handelt sich um Trihybridismus) müssen, wenn sie wirklich die Formel $CcYyZz$ haben, 8 verschiedene Arten von Gameten bilden, nämlich 1. CYZ , 2. CYz , 3. CyZ , 4. Cyz , 5. cYZ , 6. cYz , 7. cyZ , 8. cyz .

Es würde sich bei Inzucht dieser F_1 -Hybriden unter der Annahme fehlender Korrelation das Zuchtergebnis für die F_2 -Generation in folgender Weise tabellarisch ermitteln lassen, die zugleich ein theoretisches Exempel der Gestaltung der F_2 -Generation bei Trihybridismus, reiner alternativer Vererbung und perfekter Dominanz ohne irgendwelche Komplikation abgeben mag.

	CYZ	CYz	CyZ	Cyz	cYZ	cYz	cyZ	cyz
CYZ	CYZ	$CYZz$	$CYyZ$	$CYyZz$	$CcYZ$	$CcYZz$	$CcYyZ$	$CcYyZz$
CYz	$CYZz$	CYz	$CYyZz$	$CYyz$	$CcYZz$	$CcYz$	$CcYyZz$	$CcYyz$
CyZ	$CYyZ$	$CYyZz$	CyZ	$CyZz$	$CcYyZ$	$CcYyZz$	$CcyZ$	$CcyZz$
Cyz	$CYyZz$	$CYyz$	$CyZz$	Cyz	$CcYyZz$	$CcYyz$	$CcyZz$	$Ccyz$
cYZ	$CcYZ$	$CcYZz$	$CcYyZ$	$CcYyZz$	cYZ	$cYZz$	$cYyZ$	$cYyZz$
cYz	$CcYZz$	$CcYz$	$CcYyZz$	$CcYyz$	$cYZz$	cYz	$cYyZz$	$cYyz$
cyZ	$CcYyZ$	$CcYyZz$	$CcyZ$	$CcyZz$	$cYyZ$	$cYyZz$	cyZ	$cyZz$
cyz	$CcYyZz$	$CcYyz$	$CcyZz$	$Ccyz$	$cYyZz$	$cYyz$	$cyZz$	cyz

Unter den 64 Kombinationen, welche wir erhalten, sind in Wirklichkeit nur 27 verschiedene Genotypen, denn es ist klar, daß cC identisch ist mit Cc , yY mit Yy und Zz mit zZ .

Die 27 verschiedenen Genotypen treten aber nur in 8 äußerlich verschiedenen, unterscheidbaren Gewändern auf. Es gibt also in F_2 8 Phänotypen, von denen nur einer, der die 3 rezessiven Gene cyz vereinigt, zugleich auch ein reiner Genotypus ist. Er kommt auf 64 Kombinationen nur einmal vor.

Die 8 theoretisch erwarteten Phänotypen der F_2 -Generation werden in ihrem Aussehen bestimmt durch folgende Formeln 1. CYZ , 2. CYz , 3. CyZ , 4. Cyz , 5. cYZ , 6. cYz , 7. cyZ , 8. cyz und kommen auf 64 Individuen in folgendem Zahlenverhältnisse vor:

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.
27	: 9	: 9	: 3	: 9	: 3	: 3	: 1.

1. Phänotypus, die 3 dominanten Gene CYZ bestimmen die Erscheinung: Farbig, wirr, kurzhaarig.

Acht verschiedene Genotypen im folgenden Zahlenverhältnisse:

a) $1CYZ$ (homozygotisch), b) $2CYZz$, c) $2CYyZ$, d) $2CcYZ$, e) $4CYyZz$, f) $4CcYZz$, g) $4CcYyZ$ und h) $8CcYyZz$. b—h sind lauter Heterozygoten und zwar einfache, zweifache und dreifache Heterozygoten.

2. Phänotypus, die 2 dominanten Gene CY und das rezessive z bestimmen die Erscheinung: Farbig, wirr, langhaarig.

Vier verschiedene Genotypen im folgenden Zahlenverhältnisse:

a) $1CYz$ (homozygotisch), b) $2CYyz$, c) $2CcYZ$, d) $4CcYyz$. b—d sind Heterozygoten und zwar einfache und zweifache.

3. Phänotypus, die zwei dominanten Gene C und Z und das rezessive y bestimmen die Erscheinung: Farbig, glatt, kurzhaarig.

Vier verschiedene Genotypen in folgenden Zahlenverhältnissen:

a) $1Cyz$ (homozygotisch), b) $2CyzZ$, c) $2CcYZ$, d) $4CcYyz$. b—d sind Heterozygoten und zwar z. T. einfache und z. T. zweifache.

4. Phänotypus. Das dominante Gen C und die beiden rezessiven y und z bestimmen die Erscheinung: Farbig, glatt, langhaarig.

Zwei verschiedene Genotypen, nämlich a) $1Cyz$ (homozygotisch) und b) $2CcYyz$ (einfach heterozygotisch).

5. Phänotypus. Die beiden dominanten Gene Y und Z und das rezessive c bestimmen die Erscheinung: Albinotisch, wirr- und kurzhaarig.

Vier verschiedene Genotypen, nämlich a) $1cYZ$ (homozygotisch), b) $2cYZz$ (einfach heterozygotisch), c) $2cYyZ$ (einfach heterozygotisch) und d) $4cYyZz$ (doppelt heterozygotisch).

6. Phänotypus. Das dominante Gen Y und die beiden rezessiven c und z bestimmen das Bild: Albinotisch, wirrhaarig, langhaarig.

Zwei Genotypen, nämlich a) $1cYz$ (homozygotisch) und b) $2cYyz$ (einfach heterozygotisch).

7. Phänotypus. Das dominante Gen Z und die beiden rezessiven c und y sind für die äußere Erscheinung maßgebend.

Zwei Genotypen, nämlich a) $1cyZ$ (homozygotisch) und b) $2cyZz$ (einfach heterozygotisch). Albinotisch, glatthaarig, kurzhaarig.

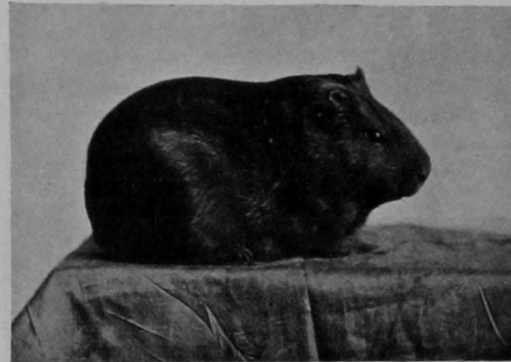


Fig. 171.

Meerschweinchen vom Phänotypus der schildpattfarbigen Engländer. Beide Eltern waren dreifache Heterozygoten. Differentialformel $C \dots yyZ \dots$ (CC oder Cc , ZZ oder Zz). Nach CASTLE, 1905.

8. Phänotypus. Die drei rezessiven Gene cyz bestimmen die äußere Erscheinung, da ihre drei dominanten Antagonisten CYZ gänzlich fehlen. Dieser Phänotypus ist also zugleich ein einheitlicher (homozygotischer, reiner) Genotypus. Er ist unter 64 Individuen der F_2 -Generation theoretisch nur einmal repräsentiert. Aussehen: Albinotisch, glatthaarig, langhaarig.

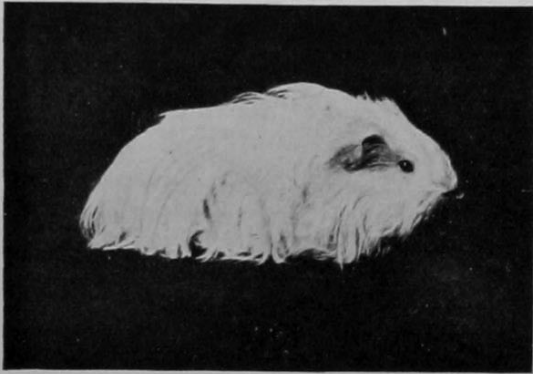


Fig. 172.

Ein weiteres weißes Angora-Meerschweinchen mit glattem Haarkleid. $ccyyzz$. Tochter von ♂ 2060, Fig. 166 $ccyyzz$ und eines kurz- und wirrhaarigen Albinoweibchens gleich dem der Fig. 168 $ccYyZz$. Nach CASTLE, 1905.



Fig. 173.

Ein „gebrochen-farbiges“ Peruaner-Meerschweinchen. ♂ 1586. Sohn von ♂ 2002, Fig. 167, $ccYYzz$ und von ♀ 1067, einem dreifach heterozygotischen Scheck $CcYyZz$ (Scheckfaktor vernachlässigt). Das Tier hat nachweislich die Differentialformel $CcYYzz$ und ist schwarz und weiß gefleckt, wirr- und langhaarig. Nach CASTLE, 1905.

von den ersteren und 13 von den letzteren. (Vergleiche die Figg. 166, S. 703, Fig. 174 und ihre Erklärungen).

Alle diese experimentellen Resultate (und noch andere hier nicht erwähnte) machen es sehr unwahrscheinlich, daß zwischen den verschiedenen Eigenschaften des Pelzes irgendwelche Korrelationen existieren.

Erhält man bei einem praktischen Experiment nur eine geringe Anzahl von F_2 -Individuen, so ist die theoretische Erwartung gänzlich unsicher, z. B. bei 7 Individuen wäre zu erwarten, daß etwa 3 dem ersten Phänotypus $CYZ \dots$ angehören, je eines den Phänotypen No. 2, 3 und 5 $CYz \dots$, $CyZ \dots$ und $cYZ \dots$. Das 7. Exemplar wird mit gleicher Wahrscheinlichkeit entweder dem 4. oder dem 6. oder dem 7. Typus angehören, nur mit sehr geringer (ca. $\frac{1}{9}$) Wahrscheinlichkeit dem 8. Typus.

CASTLE hat bis zur Drucklegung seiner Abhandlung 1905 erst 8 solche F_2 -Junge bis zu demjenigen Alter gezogen, wo die in Frage stehenden Merkmale deutlich unterscheidbar sind. Diese 8 Exemplare gehören folgenden Phänotypen an: 4 sind $CYZ \dots$, 3 sind CYz und eines ist CyZ . Die Zahl ist viel zu klein, als daß sie irgend etwas beweisen könnte. Immerhin entspricht sie den Erwartungen insofern, als die nach der Erwartung zahlreich repräsentierten Typen wirklich vertreten sind und die nach der Erwartung selteneren und seltensten nicht. Übrigens hat CASTLE durch verschiedene Kreuzungen mit seinen $CcYyZz$ -Heterozygoten in der Tat alle 8 oben genannten Phänotypen gezüchtet. Bei einer Kreuzung von $CcYyZz$ -Heterozygoten mit CyZ erhielt er, wie erwartet, lauter gefärbte und lauter kurzhaarige, und wie ebenfalls erwartet ungefähr gleich viele wirrhaarige und glatthaarige, nämlich 15

Ich kann es mir nicht versagen, an einem künstlichen Demonstrationsmittel den geringen Wert kleiner Zahlen als Beweismittel für Gesetzmäßigkeiten nochmals eindringlich zu demonstrieren. Ihre Unzuverlässigkeit nimmt selbstverständlich mit der Zahl der Merkmalspaare, die unabhängig voneinander mendeln (Di-Tri-Tetra Polyhybridismus) schnell fortschreitend zu. Ich habe der Demonstration den Trihybridismus zugrunde gelegt und die Allelomorpha als $A > a$, $B > b$, $C > c$ bezeichnet. Die 3-fach heterozygotische F_1 -Generation $Aa Bb Cc$ liefert 8 Arten von Gameten in gleicher

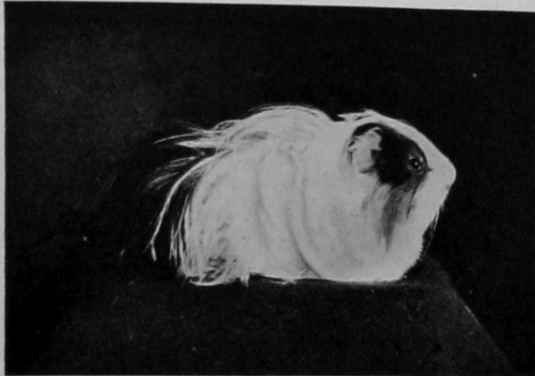


Fig. 174.

Ein graurot und weißes Meerschweinchenmännchen No. 1709 mit langen, glatten Haaren. Sohn von ♂ 2060 $cc yy zz$ und von ♀ 1105 $Cc Yy Zz$. Differentialformel $Cc yy zz$. Nach CASTLE, 1905.

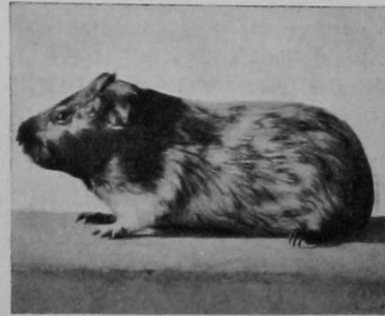


Fig. 175.

Ein gesilbertes („silvered“) Meerschweinchen. Zwischen den farbigen Haaren kommen weiße zerstreut vor. Die Zahl dieser Haare ist durch Selektion stark vermehrt worden.

Nach CASTLE, 1912.

Zahl. Ich habe jede Art Gameten durch 30 Täfelchen dargestellt und auf jedes als Inschrift die symbolische Formel aufgeschrieben, im ganzen also 8×30 Gametentäfelchen. Diese 240 Gametentäfelchen wurden in eine Urne gelegt und gemischt. Sodann wurden 2 Täfelchen herausgelost und ihre Formeln auf dem Papier zu der Zygotenformel „konjugiert“. Sodann wurden die Täfelchen wieder in die Urne geworfen und mit den anderen gemischt und zwei neue gelost und konjugiert und die Operation 128mal vorgenommen, d. h. auf dem Papier 128 Zygoten gebildet, wobei das Zusammentreffen von zwei „Gameten“ selbstverständlich ganz ein Spiel des Zufalls und von Korrelation keine Rede war.

Wir wissen, daß in einem solchen Falle (bei Trihybridismus) acht Phänotypen entstehen, nämlich $ABC \dots$, $ABc \dots$, $AbC \dots$, $Abc \dots$, $aBC \dots$, $aBc \dots$, $abC \dots$, $abc \dots$ im theoretischen Zahlenverhältnis von $27 : 9 : 9 : 3 : 9 : 3 : 3 : 1$.

In den folgenden Tabellen sind die Resultate des papierenen Kreuzungsversuches in sechsfach verschiedener Weise (Tabelle A—F) verwertet. Überall ist die Reihenfolge eingehalten, in der die Gametenpaare aus der Urne genommen wurden. In Tabelle A ist die ganze Nachkommenschaft (mit Ausnahme der zwei letzten Exemplare) in 18 fortlaufende Serien (Würfe, Gelege) von je 7 Zygoten (Jungen) eingeteilt, in der Tabelle B in 16 Würfe von je 8 Jungen. In der Tabelle C finden wir 8 Serien von je 16 Jungen, bei D 4 Serien von je 32 Jungen, bei E 2 Serien von je 64 Gliedern und in Tabelle F die Zahlen für die einzelnen Phänotypen in der ganzen Nachkommenschaft. Man sieht, wie sich die Zahlen in dem Maße den theoretischen Durchschnittszahlen nähern, als die Individuenzahl in den Serien größer ist. Im übrigen bedürfen die Tabellen keines Kommentars. Nur darauf sei aufmerksam gemacht, daß der seltenste Typus abc (welcher nach der theoretischen Erwartung in der ganzen Nachkommenschaft von 128 Individuen in 2 Exemplaren hätte auftreten sollen) in dem papierenen Versuch überhaupt nicht erschienen ist.

Tabelle A.

Theoretisches Zahlenverhältnis:	Zahlenverhältnis:							
	3	1	1	0,3	1	0,3	0,3	0,1
Phänotypen:	1. = ABC...	2. = ABc...	3. = AbC...	4. = Abc...	5. = aBC...	6. = aBc...	7. = abC...	8. = abc...
1. Serie von 7 „Zygoten“ (1—7) . . .	5	—	—	—	1	1	—	—
2. „ „ 7 „ (8—14) . .	3	3	1	—	—	—	—	—
3. „ „ 7 „ (15—21) . .	4	1	—	—	—	1	1	—
4. „ „ 7 „ (22—28) . .	3	—	1	—	2	—	1	—
5. „ „ 7 „ (29—35) . .	3	1	—	—	3	—	—	—
6. „ „ 7 „ (36—42) . .	3	—	3	—	1	—	—	—
7. „ „ 7 „ (43—49) . .	—	1	1	—	2	2	1	—
8. „ „ 7 „ (50—56) . .	3	1	1	—	1	1	—	—
9. „ „ 7 „ (57—63) . .	6	1	—	—	—	—	—	—
10. „ „ 7 „ (64—70) . .	5	—	1	—	1	—	—	—
11. „ „ 7 „ (71—77) . .	5	—	—	—	1	1	—	—
12. „ „ 7 „ (78—84) . .	4	—	1	1	1	—	—	—
13. „ „ 7 „ (85—91) . .	2	1	2	—	2	—	—	—
14. „ „ 7 „ (92—98) . .	4	1	—	—	2	—	—	—
15. „ „ 7 „ (99—105) . .	2	2	1	—	2	—	—	—
16. „ „ 7 „ (106—112) . .	6	1	—	—	—	—	—	—
17. „ „ 7 „ (113—119) . .	5	—	1	—	—	1	—	—
18. „ „ 7 „ (120—126) . .	1	1	3	1	1	—	—	—

Tabelle B.

Theoretisches Zahlenverhältnis:	Zahlenverhältnis:							
	3,4	1,1	1,1	0,4	1,2	0,4	0,4	0,1
Phänotypen:	1. = ABC...	2. = ABc...	3. = AbC...	4. = Abc...	5. = aBC...	6. = aBc...	7. = abC...	8. = abc...
1. Serie von 8 „Zygoten“ (1—8) . . .	5	—	1	—	1	1	—	—
2. „ „ 8 „ (9—16) . .	4	3	—	—	—	—	1	—
3. „ „ 8 „ (17—24) . .	5	1	1	—	—	1	—	—
4. „ „ 8 „ (25—32) . .	1	1	—	—	5	—	1	—
5. „ „ 8 „ (33—40) . .	4	—	3	—	1	—	—	—
6. „ „ 8 „ (41—48) . .	2	1	—	—	2	2	1	—
7. „ „ 8 „ (49—56) . .	3	1	2	—	1	1	—	—
8. „ „ 8 „ (57—64) . .	6	1	1	—	—	—	—	—
9. „ „ 8 „ (65—72) . .	6	—	—	—	2	—	—	—
10. „ „ 8 „ (73—80) . .	6	—	—	1	—	1	—	—
11. „ „ 8 „ (81—88) . .	3	—	2	—	3	—	—	—
12. „ „ 8 „ (89—96) . .	3	2	1	—	2	—	—	—
13. „ „ 8 „ (97—104) . .	4	1	1	—	2	—	—	—
14. „ „ 8 „ (105—112) . .	6	2	—	—	—	—	—	—
15. „ „ 8 „ (113—120) . .	5	—	2	—	—	1	—	—
16. „ „ 8 „ (121—128) . .	3	1	2	1	1	—	—	—

Tabelle C.

Theoretisches Zahlenverhältnis:	Zahlenverhältnis:							
	6,75	2,25	2,25	0,75	2,25	0,75	0,75	0,25
Phänotypus:	1. = $ABC...$	2. = $ABc...$	3. = $AbC...$	4. = $abc...$	5. = $aBC...$	6. = $aBc...$	7. = $abC...$	8. = $abc...$
1. Serie von 16 „Zygoten“ (1—16) . .	9	3	1	—	1	1	1	—
2. „ „ 16 „ (17—32) . .	6	2	1	—	5	1	1	—
3. „ „ 16 „ (33—48) . .	6	1	3	—	3	2	1	—
4. „ „ 16 „ (49—64) . .	9	2	3	—	1	1	—	—
7. „ „ 16 „ (65—80) . .	12	—	—	1	2	1	—	—
8. „ „ 16 „ (81—96) . .	6	2	3	—	5	—	—	—
5. „ „ 16 „ (97—112) . .	10	3	1	—	2	—	—	—
6. „ „ 16 „ (113—128) . .	8	1	4	1	1	1	—	—

Tabelle D.

Theoretisches Zahlenverhältnis:	Zahlenverhältnis:							
	13,5	4,5	4,5	1,5	4,5	1,5	1,5	0,5
Phänotypus:	1. = $ABC...$	2. = $ABc...$	3. = $AbC...$	4. = $abc...$	5. = $aBC...$	6. = $aBc...$	7. = $abC...$	8. = $abc...$
1. Serie von 32 „Zygoten“ (1—32) . .	15	5	2	—	6	2	2	—
2. „ „ 32 „ (33—64) . .	15	3	6	—	4	3	1	—
3. „ „ 32 „ (65—96) . .	18	2	3	1	7	1	—	—
4. „ „ 32 „ (97—128) . .	18	4	5	1	3	1	—	—

Tabelle E.

Theoretisches Zahlenverhältnis:	Zahlenverhältnis:							
	27	9	9	3	9	3	3	1
Phänotypus:	1. = $ABC...$	2. = $ABc...$	3. = $AbC...$	4. = $abc...$	5. = $aBC...$	6. = $aBc...$	7. = $abC...$	8. = $abc...$
1. Serie von 64 „Zygoten“ (1—64) . .	30	8	8	—	10	5	3	—
2. „ „ 64 „ (65—128) . .	36	6	8	2	10	2	—	—

Tabelle F.

Theoretisches Zahlenverhältnis:	Zahlenverhältnis:							
	54	18	18	6	18	6	6	2
Phänotypus:	1. = $ABC...$	2. = $ABc...$	3. = $AbC...$	4. = $abc...$	5. = $aBC...$	6. = $aBc...$	7. = $abC...$	8. = $abc...$
Serie von 128 „Zygoten“ . . .	66	14	16	2	20	7	3	—
Gametenformeln	ABC	ABc	AbC	abc	aBC	aBc	abC	abc
Empirische Zahl der gezogenen „Gameten“ bei F . . .	37	31	32	30	36	29	34	27
Theoretische Zahl	32	32	32	32	32	32	32	32

V. Überzehen. Castle.

Normal hat das Meerschweinchen 4 Zehen (No. 2, 3, 4, 5) an den Vorderfüßen und drei Zehen (No. 2, 3, 4) an den Hinterfüßen (Fig. 176 A, B). Im Juni 1901 trat in CASTLES Zuchten in einem aus 3 Jungen bestehenden Wurf normaler Eltern ein Exemplar mit einer vierten unvollkommen entwickelten Zehe (5. Zehe des penta-daktylen Fußes) mit wohlausgebildeter Klaue am linken Hinterfuß auf. Diese Überzehe hing locker am Fuß. Das überzehige Tier, ein Männchen, wurde mit Verwandten und Deszendenten gekreuzt, und es gelang Castle (1906), in der 5. Generation eine sozusagen reine Rasse mit Überzehen an beiden Hinterfüßen zu züchten (Fig. 176 C, D). In der polydaktylen Nachkommenschaft trat die vierte oder Überzehe bald nur am linken, bald nur am rechten, bald an beiden Hinterfüßen, wenn nur auf einer Seite, dann häufiger auf der linken, wie beim Stammvater, auf. Wenn die Überzehe an beiden Füßen vorkommt aber ungleich ausgebildet, so kommt die besser entwickelte häufiger auf der linken Seite vor. Der Grad der Ausbildung der Extrazehe ist in dem großen Material von mehreren Hunderten von polydaktylen

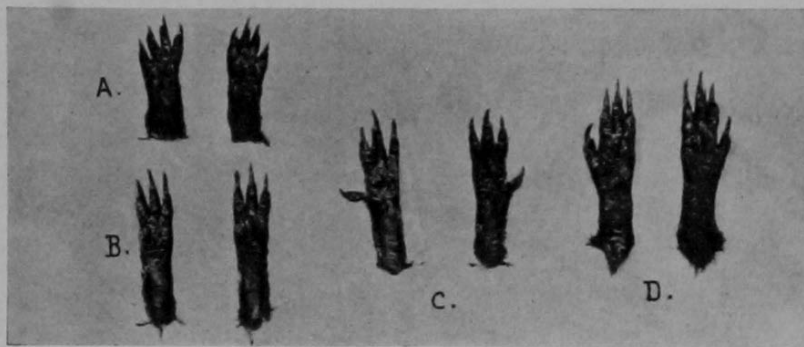


Fig. 176.

Füße von Meerschweinchen. A Vorderfüße eines Exemplars der gewöhnlichen Form (4 Zehen). B deren Hinterfüße (3 Zehen). D Hinterfuß einer an allen 4 Füßen 4-zehigen Form. C Das häufigste Verhalten bei Nachkommen aus der Kreuzung $B \times D$. Nach CASTLE. 1912.

Nachkommen ein sehr verschiedener. Es handelt sich bald um eine voll entwickelte, funktionsfähige 4. Zehe, bald um eine solche, die etwas kleiner ist als die andern und beim Gehen etwas aufgerichtet ist, als ob ihre Ausrüstung mit Muskulatur unvollkommen wäre, bald um eine schlaff hängende, schwach ausgebildete Zehe mit oder ohne Krallen. Bisweilen stellt sie nur ein unbehaartes, krallenloses, weiches und fleischiges Anhängsel der Haut seitlich am Fuße dar, das nach der Geburt zusammenschrumpft und nach wenigen Tagen abfällt.

Aus den Zuchtversuchen CASTLES geht hervor, daß die Resultate der Kreuzung von polydaktylen Formen mit normalen (Fig. 176 C) nicht uniform sind. In einigen Fällen zeigen die Nachkommen die Überzehe in stark reduziertem Zustande, in anderen fehlt sie überhaupt, wieder in anderen Fällen ist sie ganz gut ausgebildet. Gewöhnlich ist die Nachkommenschaft gemischt, und nur ein Fall scheint dafür zu sprechen, daß die Überzehe ein rezessives Merkmal ist. In der gemischten Nachkommenschaft finden sich die normalen und die polydaktylen

Individuen nur selten in gleicher Zahl, wie zu erwarten wäre, wenn der eine Elter homozygotisch und der andere heterozygotisch wäre.

Kreuzt man die hybriden F_1 -Nachkommen normaler und polydaktyler Eltern, so zeigen sich dagegen einige Andeutungen MENDELScher Spaltungen. Die F_2 -Generation ist sehr variabel. Einige Exemplare derselben sind normal, andere haben schwach ausgebildete, wieder andere sehr gut entwickelte Überzehen. Soweit die Untersuchungen reichen, reihen sich die Individuen freilich nicht in scharf geschiedene MENDELSche Kategorien ein.

Die Erblchkeitserscheinungen der Überzehe scheinen zwischen der alternativen und der intermediären Vererbung die Mitte zu halten. Es scheinen die Gene in den Zygoten nur partiell zu verschmelzen und sich bei der Gametenbildung auch nur partiell wieder zu trennen.

CASTLE meint, daß vielleicht die allermeisten Vererbungserscheinungen bei den Lebewesen in diese Vererbungs-klasse fallen.

CASTLE hat auch die Erblchkeit des verschiedenen Grades der Ausbildung der Überzehe in den Bereich seiner Untersuchungen gezogen. Er unterscheidet 5 Klassen: G = (good) starke, F = (fair) mäßige, P = (poor) schwache Ausbildung, N = normale Ausbildung des Fußes bei Nachkommen hyperdaktyler Eltern, N^1 = normale Ausbildung des Fußes bei Nachkommen normalfüßiger Eltern. Es können beide Füße eine stark ausgebildete Überzehe haben, also GG , oder die Überzehe des einen Fußes kann mäßig, die des anderen stark ausgebildet sein FG , usw.

Unser Verfasser hat die Jungen hyperdaktyler Weibchen aus der Paarung mit 2 hyperdaktylen Männchen A und B verglichen. A, der Stammvater der hyperdaktylen Zucht, hat die Formel PN = schwach entwickelte Überzehe nur am linken Hinterfuß. B, sein Sohn, hat die Formel FF , d. h. eine mäßig entwickelte Überzehe an jedem Hinterfuß.

Teilt man nun die Weibchen, mit denen diese Männchen gepaart wurden, in die G -Klassen (GG), die F -Klassen (FF , FG und GF) und in die P -Klassen (PP , PF , FP , GP , PG , NP) ein, so zeigt die Statistik der Zuchttabellen 1. daß der Prozentsatz der hyperdaktylen Jungen in jeder der beiden Serien (der A- und der B-Serie) in der angegebenen Reihenfolge der Mutterklassen, zu denen sie gehören, abnimmt, und 2. daß auch der Grad der Ausbildung der Überzehe dieser hyperdaktylen Jungen in der gleichen Reihenfolge abnimmt.

CASTLE hält es für angezeigt, diese beiden Betrachtungsweisen (Prozentsatz und Grad der Ausbildung) zu kombinieren, um die „Vererbungskraft“ sicherer bestimmen zu können. Er bestimmt die betreffenden Werte numerisch und zwar in folgender Weise.

Jede G -Zehe hat den Wert 100, jede F -Zehe den Wert 80, jede P -Zehe den Wert 50 und jeder normale Fuß den Wert 0. Man zählt dann die gefundenen Werte aller Jungen einer Mutterklasse zusammen und dividiert die Summe durch die Zahl der Hinterfüße (also durch die Zahl aller Jungen der Klasse multipliziert mit 2). Besitzen alle Jungen einer Mutterklasse GG -Füße, so ist demnach der Wert der Klasse = 100 usw.

Vergleicht man nun nach den Tabellen die Jungen des Männchens *B*, dessen Hyperdaktylie durch die Formel *FF* als beidseitig mäßig ausgebildet gekennzeichnet wird, mit denjenigen des Männchens *A*, mit nur einseitiger und dazu noch schwach entwickelter Hyperdaktylie (*PN*), so erhalten wir für die Nachkommenschaft des *A*-Vaters in den Mutterklassen *F*, *P*, *N* und *N*₁ die Werte 29, 19, 17 und 1,5, und für die Nachkommenschaft des *B*-Vaters in den entsprechenden Mutterklassen die viel höheren Werte 58, 57,5, 22 und 18,5. Damit ist gezeigt, daß die stärker ausgebildete beidseitige Hyperdaktylie des *B*-Vaters auch eine viel stärker entwickelte Vererbungskraft besitzt, als die nur einseitige und dazu noch schwache Hyperdaktylie des *A*-Vaters.

VI. Überzählige Mammae. Miß Sollas.

Miß Sollas (1909) hat bei ihren Meerschweinchenzuchten auch auf die überzähligen Mammae geachtet, die nicht selten vorkommen. Normal hat dieser Säuger ein inguinales Paar.

Ob die Stammexemplare der Zuchten, bei denen die überzähligen Mammae zuerst auftraten, miteinander verwandt waren, kann nicht bewiesen werden, ist aber möglich. Sie stammten jedenfalls aus normalen Familien.

Die überzähligen Mammae treten in allen Graden der Ausbildung auf; von einer bloßen, nackten, runden Hautstelle in der Zitzenlinie bis zu einem Paar vollständig ausgebildeter, auf Zitzen ausmündender, funktioneller Milchdrüsen. Sie kommen in beiden Geschlechtern vor. Ist die überzählige Mamma nur einseitig entwickelt, so kommt sie häufiger linksseitig als rechtsseitig vor. Mehr als ein Paar hat Miß SOLLAS nie beobachtet. Sie vermutet, nach Analogie von GRAHAM BELLS Befunden bei Schafen, daß mehr als zwei überzählige Mammae in der Nachkommenschaft von Eltern auftreten möchten, die beide ein überzähliges Paar Mammarorgane besitzen.

In den Erbliehkeitsverhältnissen erinnern die überzähligen Mammae nach Miß SOLLAS an die Überzehen der Meerschweinchen und des Huhnes. Der Charakter ist weder streng dominant, noch rezessiv. Er kann in der Kindergeneration normaler Eltern auftreten. Kreuzt man zwei Tiere, welche überzählige Mammae besitzen, so entspringen der Paarung Junge, unter denen einige normal sind, während andere die überzählige Mamma, in der Einzahl oder paarig, besitzen. Das spricht nicht gegen den dominanten Charakter des Merkmals, wohl aber spricht der Umstand dagegen, daß er eine Generation überspringen kann, indem die normalen Kinder anormaler Eltern anormale Enkel hervorbringen.

Das Merkmal kann in der Kindergeneration normaler Eltern sofort in voller Ausbildung auftreten.

Da voraussichtlich die Erbliehkeitsverhältnisse überzähliger Organe in der nächsten Zukunft Gegenstand weiterer Untersuchungen bilden werden, halten wir es für gerechtfertigt, die SOLLASSCHEN Tabellen wiederzugeben, in welchen die Beschaffenheit der Kindesgeneration, unter Angabe des Geschlechts, verzeichnet ist, 1. wenn beide Eltern überzählige Mammae besaßen und zwar (*B*) beidseitig oder (*L*) linksseitig oder (*R*) rechtsseitig, 2. wenn ein Weibchen mit linksseitiger

akzessorischer Mamma mit einem normalen Männchen gepaart wurde, 3. wenn ein Weibchen mit rechtsseitiger überzähliger Mamma mit einem normalen Männchen gepaart wurde, 4. wenn die Paarung zwischen einem normalen Männchen und einem Weibchen mit zwei akzessorischen Mammae erfolgte.

Tabelle der Erbliehkeitsverhältnisse der überzähligen Mammae beim Meerschweinchen bei der Eltern- und der Kindergeneration. Nach Miß SOLLAS.

B = überzählige Mamma beiderseitig, L = linksseitig, R = rechtsseitig, — = normal.

Eltern		Kinder							
Mutter	Vater	Überzählige Mamma							
♀	♂	linksseitig L		rechtsseitig R		beidseitig B		fehlt	
B	B	—	—	—	—	2 ♀	1 ♂	1 ♀	—
B	B	—	—	—	—	—	—	1 ♀	1 ♂
B	L	1 ♀	—	1 ♀	—	2 ♀	1 ♂	5 ♀	6 ♂
B	R	—	1 ♂	—	—	1 ♀	—	—	3 ♂
B	R	1 ♀	—	—	—	—	1 ♂	—	—
L	B	1 ♀	1 ♂	—	—	1 ♀	1 ♂	3 ♀	5 ♂
R	B	—	—	—	—	1 ♀	—	1 ♀	—
L	—	1 ♀	—	—	—	—	—	3 ♀	—
L	—	—	1 ♂	—	—	—	—	—	1 ♂
L	—	—	—	—	—	—	—	—	1 ♂
L	—	—	—	—	—	1 ♀	—	—	3 ♂
L	—	1 ♀	—	1 ♀	—	1 ♀	—	3 ♀	3 ♂
L	—	—	—	—	—	—	—	5 ♀	4 ♂
L	—	—	—	—	—	—	—	1 ♀	1 ♂
L	—	—	—	—	—	—	—	6 ♀	1 ♂
R	—	—	—	—	—	—	—	7 ♀	8 ♂
R	—	—	—	—	—	—	—	2 ♀	1 ♂
R	—	—	—	—	—	—	—	2 ♀	2 ♂
R	—	—	—	—	—	—	—	2 ♀	2 ♂
B	—	—	1 ♂	—	—	—	—	3 ♀	1 ♂
B	—	—	—	—	—	—	—	1 ♀	2 ♂
B	—	—	—	—	—	—	—	1 ♀	—
B	—	—	—	—	—	—	—	1 ♀	6 ♂
B	—	1 ♀	1 ♂	—	—	—	—	3 ♀	♂ ?
B	—	—	—	—	—	—	—	—	4 ♂
B	—	—	—	—	—	—	—	—	—
B	—	—	1 ♂	—	—	1 ♀	1 ♂	3 ♀	7 ♂

VII. Auftreten von Zwergformen in den Meerschweinchenzuchten von Miß Sollas.

Miß Sollas (1909) beschreibt eingehend Zwergformen, die in ihren Zuchten aufgetreten sind und gibt ihren Stammbaum, aus dem u. a. hervorgeht, daß die 2 Familien, in denen sie auftraten, vielleicht miteinander verwandt sind, und daß der Zwergwuchs aus Herrn ROBERTS Zuchten (National Cavy Club) vererbt wurde. Da die Erbliehkeitsverhältnisse, die uns in erster Linie interessieren, noch gänzlich unklar sind, wollen wir uns auf ein summarisches Referat beschränken.

Im ganzen erhielt Miß SOLLAS (bis 2. Nov. 1909) 25 Zwerge, alle von normalen Eltern, 5 ♀ und 20 ♂. Von den 16 ersten Zwergen, auf die sich SOLLAS' eingehende Darstellung bezieht, hat nur einer, ein Männchen, den erwachsenen Zustand erreicht. Die andern starben auf sehr verschiedenen Jugendaltersstadien. Ein Weibchen (das einzige unter diesen 16 Jungen) wurde tot geboren.

Die auffälligsten Merkmale der Zwergformen sind: Die Kürze des untersetzten Körpers, die Kürze der Beine und die ungewöhnliche Kopfform. Die geringere Größe prägt sich erst mit zunehmendem Alter aus.

Der überlebende Zwerg wog im Alter von 6 Monaten $\frac{3}{4}$ englische Pfd., während ein gleichaltriges normales Meerschweinchen $1\frac{1}{2}$ Pfd. wog¹⁾.

Die Untersuchung des Skeletts ergibt, daß alle Knochen des Rumpfes und der Extremitäten kürzer und gedrungener sind als beim normalen Tier und daß am Schädel die basikraniale Achse und die Schnauze bedeutend verkürzt sind. Miß SOLLAS beschreibt das im einzelnen unter Angabe der genauen Maße für die Zwerge und für die normalen Tiere und unter Beifügung von Abbildungen.

Es ist noch nicht festgestellt, ob die Zwerge fortpflanzungsfähig sind. Sollte dies der Fall sein, so hätten wir es mit einer Rasse zu tun, welche nach der Ansicht von Miß SOLLAS vom Normaltypus mindestens so stark abweicht, als Säugerarten sich voneinander zu unterscheiden pflegen. Wir reproduzieren eine Tabelle, in welcher, nach Geschlechtern auseinandergehalten, die normalen und die Zwergkinder der verschiedenen normalen Elternpaare verzeichnet sind, unter deren Kindern Zwerge auftraten. Es scheint, als ob der Zwergwuchs mit der Männlichkeit partiell verkuppelt sei:

Normale Elternpaare	Normale Kinder		Zwergkinder	
	♀	♂	♀	♂
1.	2	3	—	1
2.	7	17	—	7
3.	2	1	—	1
4.	—	3	—	3
5.	1	8	—	4
6.	2	3	—	1
7.	2	5	—	1
8.	1	—	—	1
9.	5	6	3	1
10.	—	2	1	—
11.	3	1	1	—
Total:	25 ♀	49 ♂	5 ♀	20 ♂
			25 Zwerge	

VIII. Körperfarbe, Zahlenverhältnis der Geschlechter und Fruchtbarkeit. Castle. Prévot.

a) Albinismus und geschlechtliche Präpotenz.

GALTON (1897) erhielt bei der Untersuchung der Stammbäume zahlreicher Individuen einer Hunderasse (Basset-hounds) Daten, welche die Vermutung nahe legten, daß dem einen Geschlecht

¹⁾ 2,24 englische Pfund = 1 kg.

eine Präpotenz in der Übertragung von Färbungs- und Zeichnungsmerkmalen innewohnen kann. Es handelt sich um Kreuzungen zwischen dreifarbigem und nicht dreifarbigem Exemplaren der Rasse. Die dreifarbigem Jungen dreifarbigem Mütter verhalten sich zu den dreifarbigem Jungen dreifarbigem Vätern wie 6 : 5 bei einer Gesamtzahl von 184 dreifarbigem Jungen. Die näheren Angaben sind geeignet, zur Vorsicht in der Deutung des Resultates zu mahnen.

Castle (1905) hat nun untersucht, ob sich bei Kreuzung von farbigen Meerschweinchen mit Albinos eine geschlechtliche Präpotenz feststellen lasse. Aus der nachstehenden Tabelle, die sich selbst erklärt, geht hervor, daß eine solche Präpotenz nicht nachgewiesen werden kann.

Mütter	Väter					
	homozygotisch-farbige (ohne c)		heterozygotisch-farbige (mit c)		Albinos (cc)	
	Farbige Junge	Albinos	Farbige Junge	Albinos	Farbige Junge	Albinos
Homozygotisch-farbige (ohne c) . .	261	0	215	0	205	0
Heterozygotisch-farbige (mit c) . .	136	0	264	112	120	116
Albinos	109	0	91	98	0	156

b) Beziehungen zwischen Haarfarbe einerseits und Zahlenverhältnis der Geschlechter und Fruchtbarkeit andererseits.

Prévot (1912) macht Mitteilungen über die Beziehungen zwischen der Haarfarbe einerseits und dem Zahlenverhältnis der Geschlechter und der Fruchtbarkeit andererseits bei dem Meerschweinchen. Wir referieren, da die Arbeit mit unserem Thema in einem gewissen Zusammenhang steht.

Prévot hat vom 27. Mai 1910 bis 11. August 1911 8348 eben entwöhnte Meerschweinchen aus seinen beiden Zuchten nach ihrer Farbe in sechs Gruppen verteilt und großgezogen. Das Zahlenverhältnis der beiden Geschlechter in den sechs Gruppen erwies sich als das folgende:

Gruppe	Haarfarbe	n Gesamtzahl der Individuen	Davon ♂	Davon ♀	♂ In Prozenten von n
1	weiß	1959	810	1149	41,3
2	vorwiegend wildgrau („agouti doré“)	2197	1172	1025	53,3
3	vorwiegend silbergrau („agouti argenté“)	1141	625	516	54,7
4	schwarz	1215	654	561	53,8
5	gelb	1577	852	725	54,02
6	verschieden von 1—5	259	132	127	50,96

Prévot sagt ausdrücklich, daß er sich davor hütet, aus diesen Feststellungen irgendeine Schlußfolgerung zu ziehen.

Prévot hat auch noch hinsichtlich der Fruchtbarkeit Beobachtungen gemacht und festgestellt, daß die Tiere um so weniger fruchtbar sind, je mehr sie sich der wilden Form nähern. Die weißen Meerschweinchen erzeugen die größte Anzahl von Jungen. Die ganz gelben dagegen sind völlig unfruchtbar. Verf. war im Besitze von drei solchen Pärchen, ohne je Nachkommen zu erhalten, auch nicht, wenn er reingelbe mit andersfarbigen kreuzte. Er erinnert an die ähnlichen Feststellungen (Cuénot) bei gelben Mäusen.

IX. Kreuzungsversuche zwischen zahmen und wilden Meerschweinchen. Blaringhem und Prévot.

L. Blaringhem und A. Prévot berichten (Dezember 1912) über Kreuzungsversuche zwischen wilden Meerschweinchen (*Cavia Cutleri* King, *C. aperea* d'Azara) einerseits und der zahmen Form (*C. Cobaya* Marcgr.) andererseits, bei denen sie nach ihren Angaben fruchtbare Bastarde erhalten haben. Sie begannen ihre Versuche mit zwei „garantiert wilden“ Männchen, die aus dem zoologischen Garten von Buenos-Aires stammten und die ziemlich genau mit der Beschreibung der Peruanischen *Cavia Cutleri* übereinstimmten: Größe der zahmen Form; Haarkleid rotgelb („roux, agouti doré“), einfarbig, mit glänzenden Reflexen; Schädel länglich und oben verschmälert („rétréci au sommet“); große Scheuheit. Das eine wilde Männchen, *C. Cutleri* a, zeugte mit einem ebenfalls rotgelben, zahmen Weibchen zuerst 4 Junge. Von diesen waren drei rotgelb mit geringfügigen weißen Flecken an den Enden der Füße und eines war grau, weiß getüpfelt („moucheté“). Letzteres starb 3 Tage nach der Geburt. Nachher entstanden aus dieser Kreuzung zwei einfarbig-rotgelbe Junge.

Das zweite wilde Männchen b zeugte folgende Nachkommenschaft:

Mit einem gewöhnlichen weißen Weibchen zwei albinotische Junge mit leicht braun getönten („teintées“) Ohren.

Mit einem weißen Angoraweibchen zwei kurzhaarige weiße Junge.

Also Dominanz von Albinismus über Färbung.

Im August 1910 erhielten die beiden Autoren in Garches (Anstalt des Instituts PASTEUR) zwei Paar wilde Meerschweinchen des Typus *C. aperea*, die in einem Maisfeld im Süden von Buenos-Aires gefangen worden waren. Die Tiere unterschieden sich deutlich von *C. Cutleri* durch die Schlankheit der Formen, den einfarbig aschgrauen Pelz („gris cendré“), den sehr langgestreckten und verschmälerten Schädel und durch die Scheuheit und Beweglichkeit, die mehr an die Wanderratte als an das zahme Meerschweinchen erinnerten. Sie machten 50 cm weite Sprünge und kletterten an den Wänden ihrer Käfige empor. Gegenüber den Beschreibungen der Autoren (BREHM, RENGGER, E. FRIEDEL, NEHRING) erschienen sie leichter, schlanker und beweglicher.

Abgesehen von einigen Aborten erwiesen sich die beiden Paare unter sich in der Gefangenschaft als unfruchtbar. Die *aperea*-Männchen erwiesen sich auch mit gewöhnlichen Meerschweinchenweibchen als unfruchtbar, und zwar dauerten die vergeblichen Paarungs- und Kreuzungsversuche bis zum August 1912. Inzwischen waren drei *aperea*-Tiere eingegangen. Das einzige überlebende *aperea*-Männchen zeugte sodann mit vier weißen *Cobaya*-Weibchen im August, September, Oktober und November 1912 in im ganzen fünf Würfen (zu 2, 3, 1, 3 und 2 Jungen) 11 Nachkommen.

Die Verfasser betonen die geringe Zahl der Jungen bei den Würfen. Der Durchschnitt sei in Garches bei den zahmen Meerschweinchen 4 Junge auf den Wurf, bei gewissen Linien weißer Meerschweinchen sogar 5. „Es scheint also, daß der väterliche Einfluß genügt, um die Größe der Würfe zu verkleinern“¹⁾.

Ferner: Sämtliche Jungen aller fünf Würfe waren uniform rotgelb („agouti doré“), also nicht wie der aschgraue *aperea*-Vater, sondern wie die aus dem zoologischen Garten in Buenos-Aires erhaltenen *C. Cutleri*. Daraus leiten die Verf. die Vermutung ab, daß *C. Cutleri* vielleicht nur ein fruchtbarer Bastard zwischen *C. aperea* und *C. Cobaya* in Buenos-Aires ist. Dies würde erklären einerseits die Zuchtergebnisse von *C. Cobaya* × *C. aperea* (11 uniform rotgelbe Junge, *Cutleri*?) und diejenigen der Kreuzungen von weißen Meerschweinchen ♀ mit *C. Cutleri* ♂ b (4 albinotische Junge, Rückkreuzung!), andererseits die Ansicht aller Autoren, nach welcher *Cavia Cutleri* und nicht *Cavia aperea* die Stammform des zahmen Meerschweinchens ist.

Die Verf. betonen sodann noch die Vererbung der Scheuheit und Beweglichkeit der wilden Eltern, Eigenschaften, die sich als ausgesprochen dominant erweisen. (Anmerkung des Referenten. Die obigen Angaben der beiden französischen Forscher müssen jedenfalls durch wiederholte Versuche sorgfältig nachgeprüft werden. Ob ihnen die ausgedehnten, bisherigen Zuchtversuche anderer Forscher mit *C. Cobaya* bekannt waren, geht aus ihrer Mitteilung nicht hervor. Die Angabe, daß eines der einfarbigen *C. Cutleri*-Männchen mit albinotischen Meerschweinchenweibchen 4 weiße Junge gezeugt habe, zwingt förmlich zu vorsichtiger Beurteilung.)

¹⁾ Im Original gesperrt gedruckt.

Zweites Kapitel.

Raubtiere. *Carnivora*.

Inhalt.

A. Der Haushund. <i>Canis familiaris</i> L.	721
I. Kreuzung einer kurzhaarigen, braungetigerten Hühnerhündin mit einem einfarbigen, langhaarigen, schwarzen Neufundländer. ARNOLD LANG	722
II. Dachsbeinigkeit. Kreuzung von Bernhardinerhund und Dachshund. HEIM	726
III. Ein Wurf von Hybriden zwischen einer englischen Stummelschwanz-Schäferhündin und einem schottischen Schäferhund. GATES	727
IV. Vererbung der Haarfarbe beim englischen Windhunde. Biometrisch-statistische Untersuchung von BARRINGTON, ALICE LEE und PEARSON.	729
B. Der Bär. <i>Ursus</i> . Kreuzung der braunen Bärin (<i>Ursus arctos</i> L. ♀) mit dem Eisbären (<i>Ursus maritimus</i> Desm. ♂). AD. NILL. VALENTIN HAECKER. ADOLF RÖRIG	730
C. Die Hauskatze. <i>Felis domestica</i> Briss. I. Die Haarfarbe. Geschlechtsgebundene Vererbung von Farbenfaktoren. DONCASTER. LITTLE	731
II. Vererbung der asymmetrischen Augenfarbe bei Angorakatzen. PRZIBRAM	736
III. Langhaarigkeit (Angorahaar) und Kurzhaarigkeit. C. W. NÄGELI	737
IV. Schwanzlosigkeit und Kurzschwänzigkeit. Die Manx-Katze. v. KENNEL. GUSTAVE LOISEL und ältere Autoren	738
V. Kreuzungskombination verschiedener heterogener Merkmale. CH. B. DAVENPORT	741

A. Der Haushund. *Canis familiaris* L.

In der kynologischen Literatur finden sich massenhaft interessante Angaben über Vererbungserscheinungen bei Hunderassen, auffällige Kreuzungsergebnisse usw., die aber wegen des geringen Grades wissenschaftlicher Zuverlässigkeit¹⁾ für uns

¹⁾ Ich kann mir nicht versagen, in dieser Beziehung auf die Äußerungen aufmerksam zu machen, welche sich in RUDOLF LÖNS' eben (1913) erschienener Flugschrift: „Der deutsche Hundesport, sein Wesen und seine Ziele, Berlin“ finden, die einen beachtenswerten Abschnitt über „Vererbungsregeln“ (S. 75—78) enthält. LÖNS sagt u. a.: „Die Angaben der Züchter selbst sind niemals als unanfechtbares Material zu betrachten, wenn sie nicht genau kontrollierbar sind. Wenn man diesen Angaben trauen dürfte, dann vererben sich ihre Hunde fast ausnahmslos genau so, wie es die Vereinsvorschriften verlangen; die schwanzlosen Hunde werden alle schwanzlos geboren, sie haben Stehohren oder lange

nicht in Betracht kommen, aber vielfach für weitere exakte Untersuchung von suggestiver Bedeutung sein können. Hunderassen unterscheiden sich in so vielen und so verschiedenartigen Merkmalen und ihre Zucht ist relativ so leicht, daß systematisch durchgeführte experimentelle Untersuchungen Forschern oder Instituten, die über reiche Mittel verfügen, als eine sehr verlockende Aufgabe erscheinen müssen.

Die rein statistischen Untersuchungen von GALTON über „Basset hounds“, für die dieser Forscher Zuchtbuchmaterial verwertete, und auf die er seine berühmte Theorie vom Ahnenerbe stützte (vgl. S. 432 ff.), sind für unsere Aufgabe von geringem Interesse. Einiges über sie ist S. 432 mitgeteilt worden.

Einen bescheidenen Anfang zu Untersuchungen mit MENDELSchen Methoden und Gesichtspunkten hat der Verfasser dieses Buches (Lang, 1910) gemacht.

I. Kreuzung einer kurzhaarigen, braungetigerten Hühnerhündin mit einem einfarbigen, langhaarigen, schwarzen Neufundländer. Arnold Lang.

*P*₁-Generation. Die beiden Ausgangstiere, welche genau beschrieben und abgebildet werden, waren im Besitz von Herrn C. PFISTER-KÜPPER, Direktor



Fig. 177.

des Elektrizitätswerkes zu Baden in der Schweiz. Der Rüde, Wotan, war ein rassiger, typischer, langhaariger, vollkommen einfarbig-schwarzer Neufundländer (ähnlich Fig. 177). Peripheres Weiß (Brustfleck, Pfotenspitzen, Schwanzspitze) kommt indes vielleicht bei der Mehrzahl der Neufundländer vor und gilt bei der Prämierung als zulässig. Es ist wohl sicher, daß Auslesezücht es nicht zu eliminieren vermag.

Die Ausgangshündin Flora (Fig. 178, S. 723) war eine kurzhaarige Hühnerhündin, die man wohl zu der deutschen Vorsteherrasse rechnen darf, obschon sie vielleicht nicht ganz rasserein war. Nase und Augen hellbraun. Ohren rassig lang, ziemlich weit über

Behänge, wenn diese in den Rassekennzeichen verlangt werden; fehlerhafte Bildungen kommen eigentlich gar nicht vor; alle ihre Hunde vererben sich ideal im Sinne der aufgestellten Rassekennzeichen. Ein Züchter, der das Gegenteil eingestehen würde, ist sehr selten; man will seine Zuchttiere nicht in schlechtem Licht erscheinen lassen. Aus diesem Grunde gibt es trotz dreißigjähriger Spezialklubarbeit noch gar kein zweifelsfrei festgelegtes, zu wissenschaftlicher Ausbeutung geeignetes Material aus der Hundezucht.“

den Mundwinkel hinunterhängend. Lefzen vollständig überhängend. Behaarung dicht, kurz und glatt. Haarfarbe und Zeichnung: Rücken und Seiten des Rumpfes und Halses, Außenfläche der vier Oberschenkel, Oberkopf vom Hals her bis hinter die Augen, die ganzen Ohren und der ganze Schwanzrücken zusammenhängend einfarbig-kastanienbraun mit vereinzelt, zerstreuten weißen Haaren. Der ganze Vorderkopf ringsherum bis hinter die Augen hell, weiß und braun meliert, d. h. weiße und braune Haare innig gemischt, doch so, daß Weiß vorherrscht. Unterseite des Kopfes und Halses, Brust, Bauch, Beine (mit Ausnahme der Außenseite der Oberschenkel) hellbraun, d. h. braun und weiß meliert, braun vorherrschend. Unterseite und äußerste Spitze des (gestutzten) Schwanzes fast rein weiß.

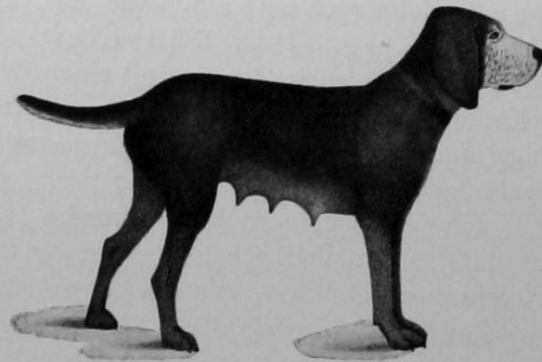


Fig. 178.

Flora, die braungetigerte P_1 -Hühnerhündin unseres Kreuzungsversuchs. Nach einer Farbenskizze. Original.

F_1 -Generation. Flora wurde im Spätsommer 1907 von Wotan gedeckt und warf am 21./22. September 14 Junge, 10 Männchen und 4 Weibchen. Alle 14 Jungen waren schwarz, mit wenig peripherem Weiß an Brust oder Zehen, kurzhaarig. Da aber auch die Jungen der langhaarigen Neufundländer bei der Geburt recht kurzhaarig sind, so läßt sich letztere Angabe nicht ganz zuverlässig verwerten. Von den 14 Jungen wurden 11 getötet und auf die Seite geschafft. Ich erwarb die drei überlebenden, die Hündin „Zuggi“ und die beiden Rüden „Dirk“ und „Lord“. Zuggi behielt ich im eigenen Haus. „Dirk“ und „Lord“ übernahmen die Nachbarn Prof. G. RUGE und Apotheker FLEISCHMANN. Die drei Hunde sind zu kräftigen, muskulösen, starkknochigen Tieren herangewachsen, die trotz deutlicher individueller Verschiedenheiten einander so ähnlich sehen, wie Rassetiere. Der Habitus ist weit eher der eines kräftigen und großen deutschen Vorstehhundes, als der eines Neufundländers. Aus der ausführlichen Beschreibung hebe ich hervor:



Fig. 179.

Zuggi, F_1 -Hündin aus der Kreuzung von Flora und Wotan. Mutter der F_2 -Tiere. Die beiden erwachsenen Brüder zeigen den nämlichen Typus; ebenso, soviel bekannt, die jung beseitigten übrigen Geschwister. Die F_1 -Generation war uniform einfarbig schwarz- und kurzhaarig. Nach einer Originalzeichnung.

Die Ohren sind intermediär. Wären sie länger, so würde der Kopf der typische Kopf eines Vorstehhundes sein. Die Lefzen sind nur wenig überhängend. Alle drei Bastarde sind typisch kurz- und glatthaarig. Das Haarkleid ist einfarbig tiefschwarz. Bei Lord zeigte es in der Jugend einen deutlichen bräunlichen Anflug (das von Schwarz epistatisch verdeckte Braun). Die Augen sind bei Lord hellbraun, bei Zuggi und Dirk dunkelbraun. Etwas peripheres Weiß kommt bei allen drei Bastarden in variabler Ausbildung vor.

Ich ließ Zuggi, die Bastardhündin (Fig. 179), die während der Brunst im Tierspital in Einzelhaft gehalten wurde, von ihrem Bruder Dirk decken. Die Deckung erfolgte zweimal, am 2. und am 4. September 1909, und hatte Erfolg.

Nach dem Ausfall der F_1 -Generation und den Erfahrungen bei anderen Säugetieren war es kein großes Kunststück, die Beschaffenheit der F_2 -Generation vorauszusagen. Ich tat das schriftlich gegenüber meinem Kollegen HEIM, der ein bekannter, gewiegter Kynologe ist. Die Voraussage hat sich vollkommen bestätigt. Die Annahmen waren die: Schwarz ist epistatisch zu Braun, Kurzhaarigkeit ist dominant zu Langhaarigkeit und Einfarbigkeit ist dominant über Zeichnung (Tigerung, Scheckzeichnung). Alle diese Unterschiede beruhen auf selbständig mendelnden Faktoren. Ich habe allen Grund gehabt, mich bei der Voraussage auf diese drei Faktorenpaare zu beschränken. Es lag also ein einfacher Fall von Trihybridismus vor, den ich noch in der älteren MENDELSchen Weise formulierte, und der sich in der modernen Formulierung folgendermaßen darstellt:

- A sei das Gen für Schwarz; a das Fehlen dieses Gens; es tritt die von A verdeckte braune Farbe zutage;
 B sei das Gen für die Ausdehnung des braunen oder schwarzen Pigmentes über den ganzen Körper, es bedingt den einfarbigen Zustand; b das Fehlen dieses Gens, Scheckzeichnung oder Panachierung. Der Faktor B übt jedoch keinen Einfluß auf das „periphere Weiß“ aus.
 C sei das Gen, welches das Wachstum der Haare beschränkt, der Faktor für Kurzhaarigkeit; c das Fehlen dieses Gens, Langhaarigkeit.

Ich hatte anfänglich nur die beiden ersten Faktoren berücksichtigt, da über den dritten Zweifel möglich waren. Also zunächst bloß Dihybridismus. Die Formeln waren: für den Neufundländer $A A B B$, für die Vorstehhündin $a a b b$.

P_1 -Generation:	Einfarbig schwarzer Neufundländer ♂	Braun getigerte Vorstehhündin ♀
	$A A B B$	$a a b b$
Gameten:	$A B$	$a b$
F_1 -Generation:	$A a B b$	
	schwarz, einfarbig	
Gameten:	$A B$	$A B$
	$A b$	$A b$
	$a B$	$a B$
	$a b$	$a b$

F_2 -Generation: 16 Kombinationen mit 4 Phänotypen, nämlich:

1. Einfarbig Schwarz (eventuell mit peripherem Weiß); 2. einfarbig Braun (eventuell mit peripherem Weiß); 3. schwarz und weiß gezeichnet (Tiger, Scheck) und 4. braun und weiß gezeichnet (Tiger, Scheck). Diese 4 Phänotypen im Zahlenverhältnis 9 : 3 : 3 : 1. Welches war nun die Wahrscheinlichkeit für einen Wurf von 3, von 4, 5, 6, 7, 8, 9, usw. Jungen? Für 8 Junge, die dann tatsächlich geboren wurden, war das theoretische Zahlenverhältnis 4,5 einfarbig schwarze, 1,5 einfarbig braune, 1,5 schwarz und weiß gezeichnete und 0,5 braun und weiß gezeichnete. Da aber keine halben Jungen geboren werden, so war einleuchtend, daß folgende wirklich realisierbaren Fälle sich der theoretischen Erwartung am meisten annäherten.

	a	b	c	d	e	f	g	h	i
Einfarbig schwarze Exemplare	4	4	4	5	5	5	5	5	6
Einfarbig braune „	2	2	1	2	1	1	2	0	1
Schwarz und weiß gezeichnete Exemplare	2	1	2	1	2	1	0	2	1
Braun und weiß gezeichnete „	0	1	1	0	0	1	1	1	0
Zusammen	8	8	8	8	8	8	8	8	8

Es sei gleich bemerkt, daß sich der Fall g ereignete.

Ziehen wir auch die Haarlänge in Betracht, haben wir es also mit Trihybridismus zu tun, so bekommt der einfarbig schwarze, langhaarige Neufundländer vater die Formel $AA BB cc$ und die getigerte, braune, kurzhaarige Vorstehhündin die Formel $aa bb CC$.

Die F_1 -Generation erhält somit die Formel $Aa Bb Cc$ = schwarz, einfarbig, kurzhaarig; was den Tatsachen, soweit sie bekannt sind, entspricht. In der F_2 -Generation entstehen, wie sich leicht berechnen läßt, 8 Phänotypen im theoretischen Zahlenverhältnis 27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1, nämlich:

1. schwarz, einfarbig, kurzhaarig 27 Exemplare,
2. schwarz, einfarbig, langhaarig 9 „
3. schwarz, getigert, kurzhaarig 9 „
4. braun, einfarbig, kurzhaarig 9 „
5. schwarz, getigert, langhaarig 3 „
6. braun, einfarbig, langhaarig 3 „
7. braun, getigert, kurzhaarig 3 „
8. braun, getigert, langhaarig 1 „

In der Nacht vom 1. auf den 2. November erfolgte die Geburt von 8 F_2 -Hunden. Von diesen waren 5 einfarbig schwarz mit variablem, wenig entwickeltem, peripherem Weiß. Von diesen 5 einfarbig schwarzen wurden zwei langhaarig, der eine, jetzt bei Herrn Bundesrat FORRER in Bern, sehr schön und typisch (Fig. 180), der andere — er ist inzwischen gestorben — weniger schön. Die drei anderen sind typisch kurzhaarig. Zwei von den 8 F_2 -

Hunden waren einfarbig braun, mit etwas peripherem Weiß, kurzhaarig. Die beiden, ein Rüde und eine Hündin, machten erwachsen ganz den Eindruck von Vorstehhunden, besonders der inzwischen auch verstorbene, im



Fig. 180.

Nero oder Mahdi. Resurgenter F_2 -Neufundländer. Sohn von Zuggi und ihres F_1 -Bruders. „Neufundländer“ insofern als der Hund einfarbig, schwarz und langhaarig ist. Im Besitz von Herrn Bundesrat FORBER in Bern. Nach einer mir gütigst zur Verfügung gestellten Photographie.

Kolorit etwas hellere Rüde, den man auf eine Ausstellung hätte schicken können. — Einer von den 8 F_2 -Hunden war ein schöner kurzhaariger Scheck (Fig. 181), weiß, mit braunen Platten. Die weißen Bezirke sind bei ihm rein weiß, die braunen rein braun.

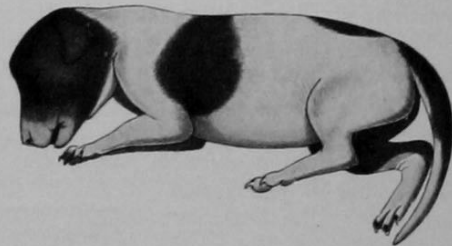


Fig. 181.

Der einzige braun-weiße, kurzhaarige (?) F_2 -Scheck, Sohn der F_1 -Zuggi und eines ihrer Brüder. Starb kurz nach der Geburt. Original.

Dieser Scheck, der leider mit einem kurzhaarigen, schwarzen Geschwister kurz nach der Geburt zugrunde ging, ist eine Spur langhaariger als die kurzhaarigen Geschwister im gleichen Alter waren. Es setzt sich also die F_2 -Generation zusammen aus:

1. 3 schwarzen, einfarbigen, kurzhaarigen Exemplaren (2 ♀ 1 ♂),
2. 2 schwarzen, einfarbigen, langhaarigen Exemplaren (2 ♂),
3. 2 braunen, einfarbigen, kurzhaarigen Exemplaren (1 ♀ 1 ♂),
4. 1 braunes, geschecktes, kurzhaariges (?) Exemplar (♂).

Die Annäherung an die theoretische Erwartung ist, wenn man die geringe Zahl Exemplare in Betracht zieht, eine ganz beträchtliche.

II. Dachsbeinigkeit. Kreuzung von Bernhardinerhund und Dachshund. Heim.

In derselben Abhandlung habe ich nach Beobachtungen und Erkundigungen von Prof. A. HEIM über Fälle von Bastardierung von Dachshunden mit normalbeinigen Hunderassen berichtet, bei denen sich — daran ist fast nicht zu zweifeln — die Dachsbeinigkeit als vollkommen dominantes, mendelndes Merkmal erwiesen hat. Besonders aufsehenerregend sind die von Prof. HEIM skizzierten Bastarde

zwischen Bernhardinerhund und Dachshund (Graubünden), eigentliche Monstrositäten: schwere typische Bernhardinerkörper auf niedrigen Knickefüßen (Fig. 182). Eine trächtige Bastardhündin schleppte den Bauch auf dem Boden.

Wir dürfen hier wohl daran erinnern, daß nach JAMES WILSON (1909) auch die Kurzbeinigkeit des Dexter-Rindes gegenüber der gewöhnlichen „normalen“ Länge dominant ist.

Man vergleiche auch unter Schaf den Fall des kurzbeinigen Ancon- oder Otterschafes.

Näheres, doch nichts über Vererbung, über die Dachsbeinigkeit (Brachymelie) bei Haustieren (speziell bei Dachshühnern, Dachshunden, dem Anconschaf und der Kurzbeinziege) findet sich in der Dissertation von EMANUEL PLATTNER (1911), die aus dem zootechnischen Institut der Universität Bern (Professor M. DUERST) hervorging.

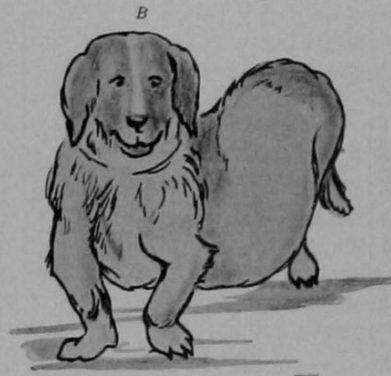
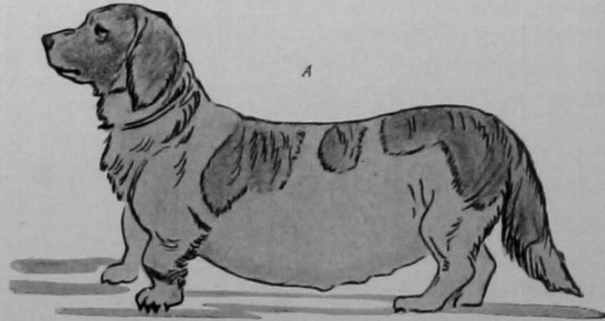


Fig. 182 A und B.

Rollmops, die Bergüner Bastardhündin zwischen Bernhardiner ♂ und Dachshund ♀. Nach HEIM „ein Bernhardiner auf Dachshundbeinen“. Nach Originalskizzen von Herrn Prof. HEIM.

III. Ein Wurf von Hybriden zwischen einer englischen Stummelschwanz-Schäferhündin und einem schottischen Schäferhund. Gates.

R. R. Gates beschrieb 1909 einen Wurf von Hybriden zwischen zwei angeblich rein gezüchteten Hunden von zwei scharf unterschiedenen Rassen. Die Mutter war eine englische Stummelschwanz-Schäferhündin („Old English Bobtailed Sheep Dog“), der Vater ein schottischer Schäferhund („Scotch Collie“). Die Geburt war im Juni 1894 erfolgt. GATES hatte damals Gelegenheit, beide Eltern längere Zeit sorgfältig zu beobachten und war selbst mehrere Jahre hindurch Besitzer eines der Jungen. Er sagt selbst: „Ich bin mir der Gefahren selbstverständlich wohl bewußt, die darin liegen, nachträglich Angaben zu sammeln, und ich habe deshalb nur solche Angaben aufgenommen, die durch meine eigene Erinnerung bestätigt werden. Diejenigen, die sich auf „Beine und Körper“ und „Kopfform“ beziehen, beruhen natürlich nur auf einem allgemeinen Eindruck, den die betreffenden Körperteile hervorriefen, die wahrscheinlich mehr oder weniger Mischlingscharakter trugen. Über die Erblichkeitsverhältnisse gibt die nachstehende Tabelle (S. 728) Auskunft. Der Wurf zählte mehr als sechs Junge, aber nur über die sechs angeführten konnte der Verfasser zuverlässige Erkundigungen einziehen. Die Beschaffenheit des Wurfes gibt starkem Zweifel darüber Raum, daß die Eltern reinrassig waren. Beachtenswert ist die Selbständigkeit und freie Kombination der Merkmale, Kennzeichen mangelnder Vererbung. Mit Recht macht GATES darauf aufmerksam, daß bei der Beurteilung der inter-

Übersicht der Merkmale der Eltern und der hybriden Jungen der von GATES beschriebenen Kreuzung von Hunden.

Merkmale	Mutter	Vater	Hybride No. 1	Hybride No. 2	Hybride No. 3	Hybride No. 4	Hybride No. 5	Hybride No. 6
Haarfarbe	Einfarbig grau („grizzly“) doch weiße Brust	Schwarz und lohfarbig („black and tan“). Brust weiß, Körper schwarz („jet black“). Beine von den Zehen bis zum Fußgelenk lohfarbig	Schwarz. Brust u. Pfoten weiß	Graublau. Brust u. Pfoten weiß	Schwarz. Beine hell („light“) lohfarben	Schwarz. Beine hell lohfarben	Dunkelbraun, doch Brust weiß	Gescheckt. Große weiße u. hellgelbe Platten über den ganzen Körper. Vorderbeine weiß. Hinterbeine gelb
Haarform	Lang u. zottig am ganzen Körper (inkl. Kopf u. Beine)	Schwer und gewellt („heavy and wavy“)	Zottig am ganzen Körper wie bei der Mutter, aber sehr gewellt wie beim Vater	Wie bei dem Hybriden No. 1	Kurz und glatt	Kurz und glatt	Dickes („thick“) welliges Haar am ganzen Körper (inkl. Gesicht u. Beine)	Kurz und glatt
Schwanz	Fehlt. Kein vorragender Knochen	Lang u. buschig schwarz („jet black“)	ca. 4 Zoll lang	ca. 4 Zoll lang	ca. 8 Zoll lang	ca. 8 Zoll lang	6 Zoll lang, mit einem „kink“ in der Mitte	Lang u. buschig, gelb
Augen	Dunkelbraun	Hellbraun	Dunkelbraun	Dunkelbraun	Hellbraun	Hellbraun	Dunkelbraun	Das eine Auge ein „Glasauge“ („wall eye“), das andere hellbraun
Temperament („Disposition“)	Sehr fromm („gentle“) und furchtsam	Aufgeweckt, mutwillig („playful“) und aggressiv	Gewöhnlich fromm u. furchtsam, aber zeitweilig plötzlich aggressiv schnappend	Sehr fromm	Sehr aggressiv	Fromm	Aggressiv	Sehr furchtsam
Beine und Körper	Körper lang, Beine lang, Hinterbeine sehr kurz vom Fuß bis zum Knie („hock“), aber sehr lang vom Knie bis zum Hüftgelenk („hip“)	Beine von gewöhnlicher Größe und Form	Wie bei der Mutter	Wie bei der Mutter	Wie beim Vater	Wie beim Vater	Wie bei der Mutter	Wie beim Vater, aber kleiner
Kopfform			Wie bei der Mutter	Wie bei der Mutter	Wie beim Vater	Wie beim Vater	Wie bei der Mutter	Wie beim Vater, aber kleiner
Geschlecht			Männlich	Männlich	Männlich	Weiblich	Männlich	Weiblich

mediären Schwanzlänge der Hybriden die Tatsache berücksichtigt werden muß, daß in Reinzuchten stummelschwänziger Schäferhunde häufig kürzere oder längere Schwänze auftreten, die im letzteren Falle gewöhnlich gestutzt werden. Es ist, soviel wir wissen, überhaupt noch nicht gelungen, eine mit Bezug auf Schwanzlosigkeit reine, konstante Rasse zu züchten. Besondere Beachtung verdient die zu ausgedehnteren, exakten Experimenten in hohem Maße anreizende Beobachtung über die alternative Vererbung der Temperamente, die beim Hybriden No. 1 zeitlich alternieren.

IV. Vererbung der Haarfarbe beim englischen Windhunde. Biometrisch-statistische Untersuchung von Barrington, Alice Lee und Pearson.

Wir wollen doch auch der großen Arbeit von Amy Barrington, Alice Lee und Karl Pearson (1904) über die Vererbung der Haarfarbe beim englischen Windhunde (Greyhound) Erwähnung tun, obschon sie mit experimenteller Vererbungslehre nichts zu tun hat. Die Arbeit ist zweifellos eine biometrische Musterleistung. Mit anerkennenswerter biometrischer Gründlichkeit und einem großen Apparat von Korrelationstabellen wird ein Riesenmaterial: über 10 000 Fälle der Korrelation zwischen Eltern und Kindern, über 7000 Fälle der Korrelation zwischen Großeltern und Enkeln und über 24 000 Fälle der Korrelation zwischen anderweitigen Blutsverwandten verarbeitet. Bezeichnend ist die Bemerkung, daß 50 Hybridationen mit je 10 Nachkommen ein unvergleichlich viel wertvolleres Resultat ergeben, als eine Nachkommenschaft von 100 Jungen aus einer oder zwei Kreuzungen. Ein Riesenmaterial haben die Verfasser durch Vermittlung von Professor W. F. R. WELDON von Howard Collins in Edgebaston erhalten, welcher eine sehr große Zahl von Fragebogen an Windhundzüchter verteilt und auch in großer Zahl ausgefüllt zurück-erhalten hatte. Diese Bogen enthielten detaillierte Fragen über die Farbe der beiden Eltern und aller Jungen eines Wurfes. Außerdem wurde noch das von W. F. LAMONBY herausgegebene und vom Newspaper Office „Field“ veröffentlichte „Greyhound Stud-book“ benutzt, von dem damals 20 Bände erschienen waren. Die Hauptfarben, nach welchen sich im ganzen leicht und in natürlicher Weise eine Klassifikation ergab, waren Rot, Braungelb bzw. Rehfarben („fawn“), Weiß, Gestromt („brindle“), Blau und Schwarz. Sodann konnten zweifelhafte, intermediäre Färbungen und zahlreiche Farbmischungen und Scheckungen, im ganzen nahezu vierzig verschiedene Farbenklassen, unterschieden werden. Doch wurden diese zum Zwecke der biometrischen Untersuchung in nur wenige Hauptgruppen zusammengestellt. Es muß bemerkt werden, daß sämtliche Ermittlungen von COLLINS sich nur auf eine Generation, Eltern und Kinder, beziehen.

Wie bei dem angewendeten, rein biometrischen Verfahren, welches die Vererbung als Korrelation behandelt, nicht anders zu erwarten war, kommen die Verfasser zu dem Resultate, daß sie nicht einzusehen vermögen, „wie MENDELSche Prinzipien in irgendeiner Weise auf den englischen Windhund angewendet werden können“. Dagegen „führte die biometrisch-statistische Methode hinsichtlich der Vorfahrenschaft zur Feststellung von elterlichen und großelterlichen Korrelationen, welche merklich mit denen identisch sind, welche schon für die Vererbung der Pigmentierung beim Menschen und Pferde festgestellt worden sind“. Der Einfluß der Vorfahrenschaft steht außer Zweifel. Keine gute Voraussage darf die hohen Korrelationen der Vorfahrenschaft weiter zurück als die Eltern vernachlässigen.

Alle Resultate der ausgedehnten Untersuchungen über die Vererbung der Pigmentierung, welche im Biometrischen Laboratorium der Londoner Universität angestellt worden sind, lassen den Verfassern zufolge übereinstimmend die Schlußfolgerung als berechtigt erscheinen, daß beim Menschen, dem Pferde und dem Hunde die Vorfahrenkorrelationen in einer geometrischen Reihe abnehmen und daß diese drei Reihen merklich identisch sind.

Es ist nicht im geringsten zu bezweifeln, daß alle die von COLLINS gesammelten und die im Stud-book enthaltenen Daten, sofern sie zuverlässig sind, ihre natürliche biologische Erklärung finden werden, sobald auf experimentellem Wege die Färbungs- und Zeichnungsfaktoren beim Hunde, ihre gegenseitigen Beziehungen, ihre Hierarchie usw. ermittelt sein werden.

B. Der Bär. *Ursus*.

Kreuzung der braunen Bärin (*Ursus arctos* L. ♀) mit dem Eisbären (*Ursus maritimus* Desm. ♂). Ad. Nill. Valentin Haecker. Adolf Rörig.

In Zusammenhang mit der Frage nach den intermediären und aus diesen abgeleiteten Bastarden, neuerdings speziell auch mit Hinblick auf die CASTLEschen Experimentaluntersuchungen über die Vererbung der Ohrenlänge bei den Kaninchen (vgl. S. 664 ff.) hält es HÄCKER (1904. Bastard. und Geschl. S. 178. — 1912. Allgem. Vererb., S. 301) für nötig, daß genauer untersucht werde, „ob auch jene ungeraden Mischungsverhältnisse, welche in den bei den Tierzüchtern gebräuchlichen Bezeichnungen: $\frac{3}{4}$ Blut, $\frac{7}{8}$ Blut usw. ihren Ausdruck finden, im eigentlichen Sinne des Wortes vorkommen, ob überhaupt in den Zygoten die Anlagen in anderen als in der MENDELSchen Proportion 1 : 1 miteinander vereinigt werden können.“ HÄCKER zitiert bei dieser Gelegenheit einen Fall, den ihm Ad. Nill, Besitzer des Stuttgarter Zoologischen Gartens mitgeteilt hat und der vielleicht für die tatsächliche Existenz von Dreiviertelbastarden im strengerem Sinne des Wortes spreche. „Seit längerer Zeit wurden von NILL Bastarde zwischen *Ursus arctos*-♀ und *U. maritimus*-♂ gezüchtet. Die ausgewachsenen Bastardweibchen stellen in verschiedener Hinsicht eine wirkliche Zwischenform zwischen braunem Bär und Eisbär dar; namentlich gilt dies für die Form des Kopfes und insbesondere der Schnauze, während die Ohren und vor allem der ganze Hinterkörper mehr dem *arctos*-Typus entsprechen. Was die Färbung anbelangt, so zeigen Kopf und Hals das reine Weiß des Eisbären, während der übrige Körper bis auf den dunklen Rückenstreifen (Aalstrich) hell rostbraun ist und somit gewissermaßen die Merkmale der beiden Stammformen zur Mischung bringt. Wurden diese Bastardweibchen mit dem Eisbären, also mit dem eigenen Vater gekreuzt, so wurden Nachkommen erzeugt, welche, im ganzen betrachtet, die Merkmale des braunen Bären und Eisbären im Verhältnis von 1 : 3 aufweisen und somit das Aussehen von eigentlichen Dreiviertelbastarden haben. Dies zeigt sich namentlich in der Form des Kopfes, welche sich noch viel mehr derjenigen des Eisbärenkopfes nähert, als dies bei dem Bastard selbst der Fall ist, und ebenso ist die Gesamtfärbung entsprechend derjenigen des Vaters, beziehungsweise Großvaters, fast ganz weiß geworden, abgesehen von einem braunen Anflug, welchen der Hinterkörper namentlich im Sommer zeigt und der gewissermaßen einen Rest der *arctos*-Färbung darstellt.“

Im Jahre 1903 hat Adolf Rörig verschiedene Angaben (von P. L. MARTIN, W. STEUDEL und E. v. MARTENS) über die von HÄCKER erwähnten Kreuzungszuchten des Eisbären mit dem braunen Bären in NILLS Tiergarten zusammengestellt. Bemerkenswert ist besonders, daß bei allen Hybriden, den F_1 -Hybriden wie den durch Rückkreuzung mit dem Eisbären entstandenen P_1 - F_1 -Bastarden die Haarfarbe beider Geburt rein weiß war und sich,

mit Ausnahme wenigstens eines Falles, erst nachträglich ins Graubraune veränderte.

Aus der Paarung einer braunen Bärin mit einem männlichen Eisbären erfolgte die erste Geburt von zwei Bastarden, beide weiblichen Geschlechts, am 9. Januar 1876. Im Alter von einem Jahr hatten sie die Farbe des fahlgrauen, syrischen Bären oder eines hellgefärbten Wolfes. Das eine Individuum war heller gefärbt und hatte an der Kehle einen schmutzig-weißen Fleck und über den Augen zwei gelbliche Flecken; der Rücken war ohne Streifen; die Tatzen dunkelbraun. Das andere war dunkler und hatte vom Kopf bis zur Mitte des Rückens einen braunen Streifen. Das Haarkleid hatte eine Umfärbung durchgemacht. Nach der Geburt waren die Tiere schneeweiß, dann wurden sie braungrau. Gegen Ende des Sommers wurde das Haarkleid wieder heller und nahm die oben beschriebene Färbung an. Im Alter von 1½ Jahren wird dieses Bastardpaar als auf dem Rücken und den Seiten isabellfarbig geschildert, der Rücken des einen Individuums mit dunkelbraunem Mittelstreifen, der bei dem andern, schwach angedeutet, nur im vorderen Teil des Rückens vorhanden war. Die Oberseite des Kopfes war hellbraun, die Unterseite desselben und des Rumpfes weißlich; die Extremitäten dunkelbraun.

Von denselben Eltern wurde am 14. Januar 1877 ein zweites Bastardpaar geboren. Auch dieses kam mit weißem Haarkleid zur Welt, das dann bald eine silbergraue, bläulich glänzende Färbung annahm und im Alter von drei Monaten dunkelbraun, mit bläulichem Schimmer, erschien. Im Alter von sechs Monaten war es ungleichmäßig graubraun, die Kehle hell, fast weißlich.

Im Jahre 1877 wurde eine der Bastardbärinnen des erstgeborenen Paares mit ihrem Vater, dem Eisbären, gepaart. Die Jungen des ersten Wurfes aus dieser Rückkreuzung waren anfangs weiß, färbten sich nach einigen Tagen dunkler und gingen später zugrunde.

Aus derselben Rückkreuzung wurden im Januar 1880 wiederum zwei schneeweiße Bastarde geboren, die ebenfalls verunglückten und im Dezember 1881 neuerdings zwei ganz weiße Junge, von denen das eine verunglückte. Das überlebende, ein Männchen, behielt seine weiße Färbung. Sie wurde noch im September 1902 konstatiert. Andere, graubraun gefärbte Bastarde aus der vorstehend beschriebenen Zucht befanden sich nach RÖRIG um diese Zeit (1902) teils lebend in dem Garten des Herrn NILL, teils ausgestopft im K. Naturalienkabinett in Stuttgart. Es sind wohl diese letzteren die Dreiviertelbastarde, von denen HÄCKER spricht.

C. Die Hauskatze. *Felis domestica* Briss.

I. Die Haarfarbe. Geschlechtsgebundene Vererbung von Farbfaktoren. Doncaster. Little.

Die Erfahrung, daß Katzen, deren Pelz die sogenannte Schildpattfarbe (eine Art Scheckung von Schwarz und Gelb oder Blau und Creme) aufweist, meist weiblichen Geschlechts sind und die verbreitete Annahme, daß die entsprechende Farbe beim Kater orange ist, veranlaßten L. Doncaster (1904—06), der sich viel mit den Beziehungen der geschlechtlichen Differenzierung zur Vererbung beschäftigt hat, umfassende Erkundigungen bei solchen zuverlässigen Züchtern, welche ein Zuchtbuch führen, einzuziehen. Die ausführlichste Auskunft erhielt er bei Miß W. BEAL und Sir C. ALEXANDER. Die Antworten lauten so sehr übereinstimmend, daß an der Zuverlässigkeit der Erhebungen kaum gezweifelt werden kann.

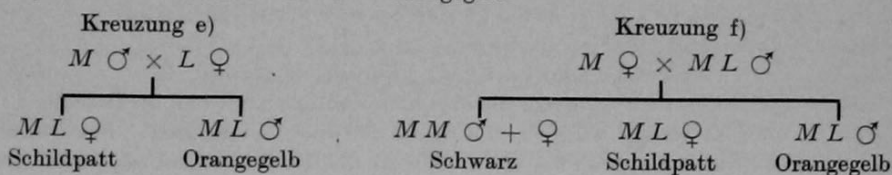
Schildpattkätzchen treten bei folgenden Kreuzungen auf:

a) Schildpatt ♀	×	Schildpatt ♂
b) „ ♀	×	Schwarz oder blau ♂
c) „ ♀	×	Orange gelb ♂
d) Orange gelb ♀	×	Orange gelb ♂
e) „ ♀	×	Schwarz oder blau ♂
f) Schwarz oder blau ♀	×	Orange gelb ♂.

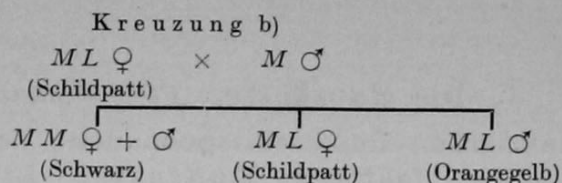
Außer Schildpatt können bei allen diesen Kreuzungen auch andere Farben auftreten.

- a) Schildpatt ♀ × Schildpatt ♂ gibt außer Schildpatt auch Orangegelb und Schwarz;
- b) „ ♀ × Schwarz oder Blau ♂ gibt außer Schildpatt ♀ auch Orange, Orangegelb ♂ und Schwarz ♂ und ♀;
- c) „ ♀ × Orangegelb ♂ gibt außer Schildpatt auch Orangegelb und Schwarz;
- d) Orangegelb ♀ × Orangegelb ♂ gibt entweder Schildpatt, Orangegelb (und in einem Falle auch Blau) oder bloß Orangegelb;
- e) „ ♀ × Schwarz ♂ gibt Schildpatt ♀, Orangegelb ♂.
- f) Schwarz ♀ × Orangegelb ♂ gibt Schildpatt, Schwarz (und wahrscheinlich Orangegelb);
- g) „ ♀ × Schwarz ♂ gibt bloß Schwarz (oder Blau).

Aus diesen Erfahrungen geht nach DONCASTER hervor, daß Schildpatt heterozygotisch ist und durch Kreuzung von Orangegelb mit Schwarz entsteht, beides Farben, die homozygotisch gezüchtet werden können. In der Tat traten in den seltenen Fällen, in denen Schildpatt mit Schildpatt gekreuzt werden konnte, neben Schildpattkätzchen auch orangegelbe und schwarze auf. Die Tatsache, daß Schildpatt fast ausschließlich bei weiblichen Katzen vorkommt, wird nun nach DONCASTER durch die Annahme erklärt, daß im männlichen Geschlecht Orangegelb vollkommen dominant ist über Schwarz, während im weiblichen Geschlecht die Dominanz unvollkommen ist und intermediäres Schildpatt entsteht (siehe Kreuzung e) zwischen homozygotisch Orangegelb ♀ und homozygotisch Schwarz ♂). Bei der reziproken Kreuzung tritt, wenn beim ♂ Orangegelb heterozygotisch (mit rezessivem Schwarz) vorkommt, auch Schwarz auf. Die Formeln wären nach der DONCASTERSchen Schreibweise, wenn M = Schwarz und L = Orangegelb:



Auch das Resultat der Kreuzungen b) stimmt, da die dabei entstehenden Schildpatt-Heterozygoten weiblichen und die orangegelben männlichen Geschlechtes sind. Die Formulierung wäre folgende:



Es ist eine Tatsache, daß orangegelbe weibliche Katzen sehr selten sind. Auch diese Tatsache wird durch die obige Annahme vollkommen erklärt.

Außer dem bemerkenswerten Ergebnis, daß Orangegelb mit Schwarz bei der weiblichen Nachkommenschaft (nur bei dieser) intermediäres Schildpatt gibt, hat DONCASTER nebenbei noch andere Resultate erhalten.

Es stellte sich heraus, daß Creme und Blau höchstwahrscheinlich nur abgeschwächtes („dilute“) Orangegelb und Schwarz sind und sich zueinander wie diese verhalten; d. h. Creme ist epistatisch zu Blau. Kreuzt man zwei blaue Katzen, die man von gelben Eltern erhalten hat, so bekommt man nur blaue Junge.

Paart man eine Creme-Katze mit einem blauen Kater, so erhält man weibliche Blau-Schildpatt-Kätzchen und Creme-Männchen, aber keine blauen Männchen.

Die reziproke Kreuzung, Blau ♀ × Creme ♂, liefert dagegen Blau-Schildpatt-Weibchen und blaue Kätzchen beiderlei Geschlechts (vielleicht auch Creme ♂).

Blau-Schildpatt ♀ × Blau ♂ ergibt Blau-Schildpatt ♀, blaue ♀ und ♂ und vorwiegend (vielleicht immer nur) Creme ♂.

Blau-Schildpatt ♀ × Creme ♂ liefert Blau und Schildpatt ♀ und blaue sowohl wie creme-farbige Kätzchen beiderlei Geschlechts.

Man kann durch Einführung des Verdünnungsfaktors aus Orangegelb Creme erhalten. Das geschieht, wenn man Orangegelb mit Blau (abgeschwächtes Schwarz) kreuzt. Doch treten dann auch Orangegelb, Blau und Schildpatt auf. Orangegelb ist epistatisch zu Creme und Schwarz zu Blau, d. h., modern gesagt, der Konzentrationsfaktor der Farbe ist dominant über sein Fehlen, wie zu erwarten war.

Es scheint auch, daß, obschon im weiblichen Geschlecht Orange nur partiell dominant ist über Schwarz, es doch rezessives Blau führen kann. Wenigstens hat in einem Falle eine orangegelbe weibliche Katze (mit Blau in der Aszendenz) einem orangegelben Kater drei schildpattfarbige weibliche Kätzchen und ein blaues Männchen geboren.

Aus den Erhebungen scheint weiter hervorzugehen, daß wie bei anderen Säugetieren das Auftreten von weißen Flecken (Scheckzeichnung) auf einem besonderen, von der Farbe unabhängigen Faktor beruht.

DONCASTER macht zum Schlusse auf einige noch ungelöste Schwierigkeiten aufmerksam, u. a. darauf, daß, wenn auch sehr selten, eben tatsächlich doch auch schildpattfarbige Kater auftreten.

C. C. Little (1912) diskutiert im Anschluß an DONCASTERS Untersuchungen (1904—06) über die Erblchkeitsverhältnisse der Schildpattfarbe bei der Katze und gestützt auf folgenden Kreuzungsversuch die Frage nach dem Vorkommen eines geschlechtsverknüpften Charakters bei diesem Säuger. LITTLE kreuzte vier schwarze Katzen mit ein und demselben orangefarbigem Kater und erhielt im ganzen 15 Junge, von denen 7 männlichen und 8 weiblichen Geschlechts waren. Alle 7 Männchen waren schwarz und alle 8 Weibchen schildpattfarben. Es trat kein einziges gelbes Junges auf. LITTLE erinnert daran, daß nach DONCASTER bei der reziproken Kreuzung alle männlichen Nachkommen orangefarbig werden. Er zeigt, daß die Vererbungserscheinungen unter der Annahme der geschlechtsbegrenzten Vererbung der Faktoren für Schwarz und Gelb und der weiteren Annahme, daß das männliche Geschlecht mit Bezug auf den Geschlechtstfaktor X heterozygotisch ist (Xx), ihre Erklärung finden. Wir wollen die LITTLEschen Darlegungen, weil sie lehrreich sind, reproduzieren, doch mit unseren eigenen Symbolen und der jetzt meist üblichen Verwendung von großen und kleinen Buchstaben für die vorhandenen und fehlenden Faktoren. M sei das Gen für Schwarz, m sein Fehlen; L sei das Gen für Orange (Gelb), l sein Fehlen. Wenn Schwarz (M) und Orange (Gelb, L) im weiblichen Geschlecht zusammenkommen, so entsteht nach DONCASTER das Schildpattkleid.

a) Kreuzung einer gelben Katze mit einem gelben Kater.

Differentialformeln: $XXmmLL \times XxmmLl$

Gameten: $XmL \times \begin{matrix} X mL \\ (Xm l) \\ (xm L) \\ x m l \end{matrix}$

(Die eingeklammerten Gameten werden nicht gebildet.)

F_1 -Generation: $50\% XXmmLL =$ gelbe Katzen,
und $50\% XxmmLl =$ gelbe Kater.

Dieses wäre nach der LITTLEschen Annahme die theoretische Voraussicht.

Tatsächlich hat er bei dieser Kreuzung 3 Männchen und 2 Weibchen erhalten, und alle 5 Tiere waren gelb.

b) Kreuzung einer schwarzen Katze mit einem gelben Kater.

Differentialformeln: $XXMMll \times XxmmLl$

Gameten: $XMl \times \begin{matrix} XmL \\ (Xm l) \\ (xm L) \\ x m l \end{matrix}$

(Die eingeklammerten Gameten werden nicht gebildet.)

F_1 -Generation: 50 % $XXMmLl$ = schildpattfarbige Katzen,
50 % $XxMmll$ = schwarze Kater.

In der Tat hat LITTLE, wie wir oben erfahren haben, aus dieser Kreuzung unter 15 F_1 -Nachkommen 8 schildpattfarbige ♀ und 7 schwarze ♂ erhalten.

c) Reziproke Kreuzung. Gelbe Katze, gepaart mit schwarzem Kater.

Differentialformeln: $XXmmLL \times XxMmll$

Gameten: $XmL \times \begin{matrix} XMl \\ (Xm l) \\ (xM l) \\ x m l \end{matrix}$

(Die in Klammern gesetzten Gameten werden nicht gebildet.)

F_1 -Generation: 50 % $XXMmLl$ = schildpattfarbige Weibchen
50 % $XxmmLl$ = gelbe (orange) Kater.

Dieses theoretisch erwartete Resultat stimmt mit den tatsächlichen Erfahrungen von DONCASTER (siehe oben) überein.

d) Kreuzung einer schildpattfarbigen Katze mit einem gelben Kater.

Differentialformeln: $XXMmLl \times XxmmLl$

Gameten: $\begin{matrix} (XML) \\ XmL \\ XMl \\ (Xm l) \end{matrix} \times \begin{matrix} XmL \\ (Xm l) \\ (xm L) \\ x m l \end{matrix}$

Hier macht LITTLE offenbar die Annahme, daß nicht nur die weiblichen Gameten $Xm l$, sondern auch die Eier XML nicht gebildet werden, denn er sagt, die theoretische Erwartung sei für die Nachkommenschaft: schildpattfarbige ♀, gelbe ♀, schwarze ♂ und gelbe ♂ in gleicher Zahl. Man würde unter dieser Annahme, die sehr prekär ist, in der Tat erhalten:

25 % $XXmmLL$ = gelbe ♀
25 % $XXMmLl$ = schildpattfarbene ♀
25 % $XxmmLl$ = gelbe ♂
und 25 % $XxMmll$ = schwarze ♂.

LITTLE erhielt vorläufig erst einen Wurf aus dieser wichtigen Kreuzung, bestehend aus fünf Jungen, nämlich 1 Schildpatt ♀, 1 Schwarz ♂ und 3 Gelb (Geschlecht nicht notiert).

e) Kreuzung einer schildpattfarbigen Katze mit einem schwarzen Kater.

Differentialformeln: $XXMmLl \times XxMmll$

Gameten: $\begin{matrix} (XML) \\ XmL \\ XMl \\ (Xm l) \end{matrix} \times \begin{matrix} XMl \\ (Xm l) \\ (xm L) \\ x m l \end{matrix}$

Unter der Voraussetzung, daß keine $XM L$ -Eier gebildet werden, würde man erhalten:

F_1 -Generation:

25 % $XXM m L l$	= schildpattfarbene ♀
25 % $XXM M l l$	= schwarze ♀
25 % $X x m m L l$	= gelbe ♂
und 25 % $X x M m l l$	= schwarze ♂.

LITTLE macht darauf aufmerksam, daß DONCASTER in der Tat aus dieser Kreuzung Schildpattweibchen, gelbe Männchen, schwarze Weibchen und schwarze Männchen erhalten hat.

Die LITTLESche Formulierung ist nicht so ausführlich und konsequent durchgeführt wie die unsrige und läßt manches im Unklaren. Macht man nämlich die Annahme, daß auch weibliche Gameten $XM L$ gebildet werden, so müssen aus ihrer Befruchtung mit männlichen Gameten $x m l$ auch schildpattfarbige Männchen entstehen: $XXM m L l$! Demgegenüber nimmt LITTLE zu der Annahme seine Zuflucht, daß die allerdings selten auftretenden schildpattfarbigen Kater besonderen Mutationen ihre Entstehung verdanken.

Doncaster (1912) nimmt auf Grund neuer, bei Züchtern gesammelter Erfahrungen — 30 bis 80 Kätzchen aus jeder der möglichen Kreuzungen zwischen Schwarz, Orange und Schildpatt — Stellung zu der LITTLESchen Annahme der geschlechtsbegrenzten Vererbung von Farben bei der Katze, die er für teilweise zutreffend hält. Nach zuverlässigen Ermittlungen könne es als sicher gelten, daß gelegentlich, wenn auch selten, schwarze (oder blaue) Weibchen bei der Kreuzung einer schwarzen Katze mit einem gelben Kater entstehen, und auch aus der Kreuzung von schildpattfarbigen Weibchen mit gelben Männchen. Es wäre wichtig zu erfahren, unter welchen Bedingungen sie entstehen. Vielleicht sei die Geschlechtsgebundenheit nur eine partielle, nicht eine totale. Wenn LITTLE annimmt, daß sowohl Schwarz als Gelb beim Männchen geschlechtsgebundene Faktoren sind, so neigt DONCASTER mehr zu folgender Annahme. Alle Formen führen den Faktor für Schwarz homozygotisch (MM); alle Gameten enthalten also diesen Faktor. Schwarz ist hypostatisch (rezessiv) zu den übrigen Farben. Das gelbe Weibchen ist mit Bezug auf den Gelbfaktor homozygotisch (LL), das gelbe Männchen und das Schildpatt-Weibchen hingegen heterozygotisch (Ll). L ist eng, aber nicht absolut, an den Geschlechtstfaktor X des Männchens geknüpft. Wir hätten dann folgende Formulierung:

Gelber Kater ♂ = $X x L l M M$. Er erzeugt zwei Sorten von Gameten $XL M$ und $x l M$.
 $X l M$ und $x L M$ werden nicht gebildet.

Gelbe Katze ♀ = $XX L L M M$. Sie erzeugt nur die eine Sorte von Eiern $XL M$.

Schildpattfarbige Katze ♀ = $XX L l M M$. Sie erzeugt zwei Sorten Eier, nämlich $XL M$ und $X l M$.

Gelb ist im männlichen Geschlecht normal vollständig dominant (ist epistatisch) über Schwarz. Im weiblichen Geschlecht hingegen ist das heterozygotische Gelb nur partiell dominant über Schwarz und erzeugt die Schildpattfärbung. Es ist möglich, sagt DONCASTER, daß die ausnahmsweise auftretenden Schildpatt-Kater den ausnahmsweise auftretenden schwarzen Katzen gelber Väter entsprechen. Wenn die Kuppelung zwischen dem Geschlechtstfaktor X und dem Gelbfaktor L gelegentlich aufgehoben ist, so kann das von einem männlichen Elter getrennt von X übertragene L sich vielleicht anders äußern als das an X gebundene L und anstatt eines gelben ein schildpattfarbiges Männchen erzeugen. Doch hält DONCASTER derartige Deutungen für ziemlich müßig, bis eine sehr ausgedehnte, absolut zuverlässige, wissenschaftlich durchgeführte, züchterische Erfahrung vorliegt.

Wir haben S. 638 und S. 652 ff. einiges über die Erblichkeitsverhältnisse der Himalaya- oder Russenkaninchen erfahren; es sind dies gescheckte Kaninchen (also mit Farbe), welche wie die Albinos rote Augen haben. Wir haben ferner vernommen (S. 679, 689, 690), daß bei allen echten (rotäugigen) Meerschweinchen-Albinos immer etwas Pigment im Haarkleid vorkommt. Mit Hinblick auf ev. spätere, sehr wünschenswerte Untersuchungen mag es nun willkommen sein, von W. BATESON (1909) zu erfahren, daß es auch eine Katzenrasse gibt, nämlich die sogenannte Siamesische,

welche ebenfalls das albinotische Auge mit äußerlichem Pigment kombiniert. Diese Katzen kommen vollständig reinrassig und rein weiterzeugend vor. Sie stammen von Siam, wo sie am Hofe seit unvordenklicher Zeit als Schoßtiere gehalten worden sind. Wie die Himalayakaninchen werden sie fast weiß geboren, aber das Haarkleid bekommt eine eigentümlich reh- oder löwengelbe Farbe („fawn“) mit dunkleren, schokoladebraunen Spitzen der Ohren und Füße. Etwas Pigment muß auch in den Augen vorkommen, da die Iris blau und teilweise undurchsichtig ist.

II. Vererbung der asymmetrischen Augenfarbe bei Angorakatzen. Przibram.

Przibram (1908) hat einige Experimente angestellt, um die Erbliehkeitsverhältnisse verschiedenfarbiger Augen aufzuklären. Er wählte als Versuchsobjekt weiße Angorakatzen, bei denen öfters das eine Auge gelb, das andere blau ist. Bei der Beurteilung der Versuchsergebnisse ist zu berücksichtigen, daß auch die gelben Augen der meisten (aller?) jungen Kätzchen, anfänglich blau sind. Erst im halbwüchsigen Zustand läßt sich die definitive Farbe sicher feststellen.

Seit DARWIN ist die eigentümliche Korrelation zwischen blauer Augenfarbe und Taubheit bei Katzen bekannt. Katzen, deren beide Augen blau sind, sind völlig taub. Nach PRZIBRAM scheinen die asymmetrischen Augenfarben dem ganz entsprechend mit einer halbseitigen, die blauäugige Körperseite betreffenden Taubheit verbunden zu sein. Über die erste Entstehung der Asymmetrie hat der Verf. nichts Sicheres in Erfahrung bringen können. Stets konnten die asymmetrischen Tiere auf einen ebenfalls asymmetrischen Elter zurückgeführt werden.

Die weißen Angorakatzen erwiesen sich als sehr ungeeignete Versuchstiere. Die Sterblichkeit ist in der Jugend sehr groß und die Fruchtbarkeit sehr gering.

Es kam PRZIBRAM hauptsächlich darauf an, zu ermitteln, ob die Asymmetrie „als Ganzes“ vererbt wird oder ob jedes Auge für sich vererbt. Im ersteren Falle würde also jede der vier Kombinationen: beiderseitig blau, beiderseitig gelb, rechtsgelb-linksblau und rechtsblau-linksgelb ein erbeinheitliches Merkmal darstellen. „Würde die Asymmetrie als Ganzes vererbt, so könnten bei Kreuzung einer ‚asymmetrischen‘ Katze mit einer ‚symmetrischen‘, d. h. einer mit zwei blauen oder zwei gelben Augen, bloß Katzen derselben Asymmetrie und derselben Symmetrie, wie sie ihre Eltern und Großeltern aufweisen, entstehen. Kann hingegen bei den asymmetrischen Charakteren jede Seite getrennt vererben, so können bei Kreuzungen alle möglichen Fälle auftreten, falls der Charakter einer Seite beide Seiten der Nachkommen zu bestimmen vermag oder zwei einander entgegengesetzte Asymmetriefälle zur Kreuzung verwendet werden.

Über den Verlauf der angestellten drei Versuche geben folgende Stammbaumtabellen, in denen r rechts und l links bedeutet, Auskunft. Identische Exemplare, die zu verschiedenen Versuchen verwendet wurden, sind mit identischen Buchstaben a, b, c, d bezeichnet.

Versuch I.

1. Generation. ♂ r. gelb — l. blau × ♀ (b) r. gelb — l. gelb
 2. Generation. ♂ (a) r. gelb — l. blau, ♂ r. gelb — l. gelb, ♀ r. gelb — l. gelb
 ♀ r. gelb — l. gelb.
 Von dieser Generation wurde gekreuzt ♂ r. gelb — l. blau mit der eigenen Mutter ♀ (b) r. gelb — l. gelb
 3. Generation. a) 1903. ♂ r. blau — l. blau, ♂ r. gelb — l. gelb, ♀ r. gelb — l. gelb
 b) 13. V. 1904. ♂ r. blau — l. blau, ♂ r. gelb — l. gelb, ♀ r. blau — l. blau.

Versuch II.

1. Generation. ♂ r. gelb — l. blau × ♀ (b) r. gelb — l. gelb ♂ (d) r. blau — l. blau × ♀ r. blau — l. gelb
 2. Generation. ♂ (a) r. gelb — l. blau × ♀ (c) r. blau — l. gelb
 3. Generation. geb. 24. V. 1905. ♂ r. gelb — l. blau × ♀ r. blau — l. blau

Versuch III.

1. Generation. ♂ r. blau — l. blau × ♀ r. blau — l. gelb ♂ r. blau — l. blau × ♀ r. blau — l. blau
 2. Generation. ♀ (c) r. blau — l. gelb × ♂ (d) r. blau — l. blau
 3. Generation. r. gelb — l. blau, r. gelb — l. gelb, r. blau — l. blau, r. blau — l. gelb, r. blau — l. blau
 geb. I. VII. 1904 † 14. X. † 5. XII. † 20. X. † 30. XI. † 7. IX.

Zusammenfassend sagt PRZIBRAM:

1. Unter bisher unbekannten Umständen kann die Korrelation zwischen der Färbung der beiden Augen eines Individuums verloren gehen.
2. Diese Asymmetrie kann nicht nur als Ganzes unverändert wieder bei den Nachkommen (und zwar durch mehrere Generationen, vergl. Versuch II), sondern auch in ihrer Umkehrung auftreten (Versuch III) und außerdem kann jede Augenfarbe der asymmetrischen Eltern allein an beiden Augen der symmetrischen Nachkommen wiederkehren (Versuch I, II und III).

Über PRZIBRAMS neuerdings (1911) veröffentlichten Deutungsversuch von Vererbungserscheinungen asymmetrischer Bildungen werden in dem von den Gastropoden handelnden Abschnitte Mitteilungen gemacht.

III. Langhaarigkeit (Angorahaar) und Kurzhaarigkeit. C. W. Nägeli.

Wir wollen die nachfolgenden älteren Angaben von C. W. Nägeli (1884, S. 199—200) reproduzieren, aus denen hervorgeht, daß bei der Katze, wie bei anderen Säugetieren, die Kurzhaarigkeit über die Langhaarigkeit dominiert:

„Erfahrung und Theorie beweisen uns übereinstimmend, daß der Erbschaftsanteil nicht nach den sichtbaren Merkmalen bemessen werden darf. Was die Erfahrung betrifft, so mag nur an die zahlreichen bekannten Beispiele von Rückschlägen erinnert werden. Ich will, um die Art und Weise des Beweises darzutun, einen die Vererbungsfrage in sehr wirksamer Weise erläuternden Fall anführen. Eine Angorakatze und ein gewöhnlicher Kater (erste Generation) erhielten in einem Wurf bloß gewöhnliche Katzen (zweite Generation); die alltägliche Anschauung würde in diesem Falle dem Vater ein starkes Übergewicht zuerkennen. Die jungen Katzen enthielten aber trotz ihres gewöhnlichen Aussehens viel Angorablut, denn aus der Begattung zweier derselben entsprang in der dritten Generation neben gewöhnlichen eine unveränderte weibliche Angorakatze.“

IV. Schwanzlosigkeit oder Kurzschwänzigkeit. Die Manx-Katze. Kennel und Thomson. Gustave Loisel und ältere Autoren.

Im Jahre 1901 (November), zu einer Zeit, wo die Zoologen auf dem europäischen Kontinent noch nichts von den wieder entdeckten MENDELSchen Regeln wußten und DE VRIES' Werk über die Mutationstheorie noch nicht vollendet vorlag, machte **J. Kennel** wichtige Mitteilungen über eine stummelschwänzige Hauskatze und ihre Nachkommenschaft. Wir müssen uns auf die Wiedergabe des Tatsächlichen beschränken, obschon die ausführlichen theoretischen Erörterungen zum Teil heute noch Beachtung verdienen.

Die meisten Angaben stützen sich auf Mitteilungen, die KENNEL von Herrn **Erwin Thomson**, prakt. Arzt in Helenenhof, Esthland, erhielt.

Die Mutterkatze, um die es sich handelt, war als kleines Tier im Jahre 1895 in völlig verwahrlostem Zustande auf dem Felde gefangen worden, und es „soll“ das Ende des rudimentären Schwanzes damals einen narbenähnlichen, unbehaarten Strich aufgewiesen haben. Die Katze befand sich bei Herrn DE VRIES auf dem Gute Münchenhof, pr. Wesenberg. Eingehende Nachfrage in der Münchener Gegend ergab, daß dort früher nie eine schwanzlose oder stummelschwänzige Katze zur Beobachtung gekommen ist. Nach den verfügbaren Daten kann die Frage, ob die Stummelschwänzigkeit der Mutter auf einer Keimesvariation beruhend, angeboren oder durch fötale oder postfötale Amputation erzeugt worden sei, nicht entschieden werden.

Diese stummelschwänzige Katze, die leider KENNEL nicht selbst untersuchen konnte, und von der THOMSON meldete, daß „sie einen nur rudimentären Schwanz von zwei Gliedern trägt“, warf vom Frühling 1897 bis zum Herbst 1899 sechsmal Junge, die zweifellos alle die Frucht ihrer Paarung mit einem normal geschwänzten Kater waren, da von den ersten Würfen kein Junges am Leben gelassen wurde und zwei später aufgezogene schwanzlose Kater noch zu jung waren, um bei den letzten Würfen Vater zu sein. Der Herbstwurf des Jahres 1899, 5 Junge von grauer Färbung mit dunkler Tigerstreifung, wurde KENNEL zugesandt. Die nachfolgende Tabelle gibt eine Übersicht über die Zusammensetzung der sechs Würfe.

	Geschwänzt	Stummelschwanz	Schwanzlos
1897 Frühlingswurf	4	—	2
„ Herbstwurf	2	—	2
1898 Frühlingswurf	1	1	3
„ Herbstwurf	1	—	3
1899 Frühlingswurf	2	2	—
„ Herbstwurf	2	1	2
Total	12	4	12

Ohne über diesen Fall eine bestimmte Ansicht äußern zu wollen, wollen wir uns mit der bloßen Bemerkung begnügen, daß das Zahlenverhältnis nicht übel stimmen würde, wenn man annehmen dürfte, daß Schwanzlosigkeit ein (unvoll-

kommen) dominantes Merkmal ist, und daß die Mutterkatze mit Bezug auf dieses Merkmal heterozygotisch war.

Damit würden auch, wie wir nachher sehen werden, einige ältere züchterische Beobachtungen und die neueren Erfahrungen von LOISEL (1907) recht gut stimmen. Man vergleiche auch die Erfahrungen bei ALFRED NÄGELIS Zuchten kurzschwänziger und schwanzloser Hausmäuse (S. 589 ff.).

Die schwanzlose resp. stummelschwänzige Hauskatze (Manx-Katze) ist in Japan, woher sie vielleicht stammt, verbreitet. Sie ist die Hauskatze der Insel Man, von wo sie sich über Großbritannien verbreitet hat und jedenfalls auch unzählige Male nach dem Kontinent exportiert worden ist.

KENNEL hat die anatomischen Verhältnisse der Wirbelsäule eines stummelschwänzigen und eines schwanzlosen jungen Kätzchens (vom Herbstwurfe des Jahres 1899) untersucht (Fig. 183).

A. Stummelschwänziges Kätzchen. Auf die beiden Sakralwirbel folgen noch innerhalb des Rumpfes 7 postsakrale Wirbel (A 1—7) und darauf 4 frei vorragende Schwanzwirbel (a—d). Die 4 ersten postsakralen Wirbel sind vollkommen normal ausgebildet; die 3 letzten dagegen stark rudimentär, dorsal weit offen, ohne Spur von Querfortsätzen, der Wirbelkanal mit Fettgewebe erfüllt. Die 4 freien Schwanzwirbel haben ganz den Charakter der Endwirbel im normalen Schwanz, sie sind nur Wirbelkörper ohne Fortsätze, mit konvexen Gelenkflächen und durch Intervertebralknorpel verbunden.

B. Schwanzloses Kätzchen. Die Schwanzwirbel fehlen ganz. Die Postsakralregion ist etwa um 1 cm verkürzt. Auf die beiden normal entwickelten Sakralwirbel folgen nur noch 2 vollkommen ausgebildete, doch etwas verkleinerte Postsakralwirbel, deren dorsale Bogen einen Neuralkanal umschließen. Dann kommen nur noch 4 Postsakralwirbel. Diesen allen fehlt der dorsale Verschuß.

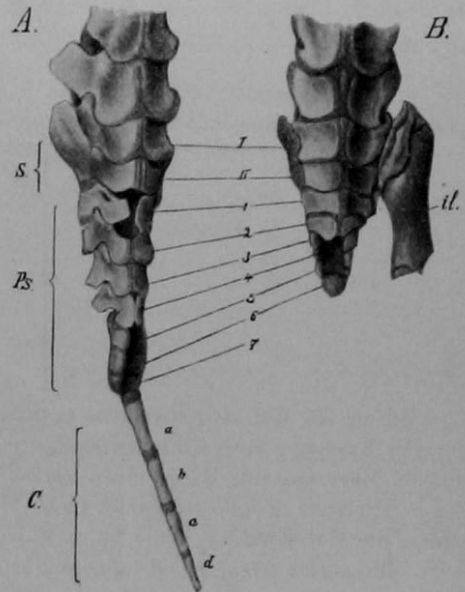


Fig. 183 A und B.

Hinterer Teil der Wirbelsäule A eines stummelschwänzigen und B eines schwanzlosen jungen Kätzchens. S Sakralwirbel I und II; Ps Postsakralwirbel 1—7; C Caudalwirbel a—d; il ileum. Nach J. KENNEL, 1901.

Gustave Loisel (1907) hat in verdienstlicher Weise Literaturangaben über die Manx-Katze gesammelt, die bis auf 1823 zurückgehen, und er hat auch in der Heimat der Katze selbst, auf der Insel Man, Erhebungen und Nachforschungen angestellt. Wir entnehmen dem historischen Teil seiner Abhandlung nur das, was sich auf Kreuzungsversuche bezieht, die von verschiedenen „Liebhabern“ zwischen Manx-Katzen und gewöhnlichen, langschwänzigen Katzen angestellt worden sind.

R. SERVICE (1895) erhielt, wie er in einer Notiz mitteilt, die den bezeichnenden Nebentitel „Gradual restoration of tail“ trägt, bei der Kreuzung einer Manx-Katze mit einem gewöhnlichen, englischen Kater folgende Resultate:

	Nachkommenschaft		
	Schwanzlos	Schwanz halblang	Schwanz normallang
1. Wurf	3	0	0
2. „	2	1	0
3. „	1	2	0
4. „	0	2	1
5. „	0	1	2
6. „	0	0	3

A. DE MORTILLET (1893) hat nach ANTHONY (1899) aus der Paarung einer Manx-Katze mit französischen Katern folgende Nachkommenschaft erzielt:

	Stummelschwänzig	Langschwänzig
1. Wurf	1	0
2. „	5	1
3. „	3	2
4. „	1	2
5. „	1	3
6. „	3	2

Nach D. WILSON (zitiert von ORTON, 1855, „Physiology of Breeding“) waren von 23 Jungen aus der Kreuzung von englischen Katzen mit Manx-Katern nur 17 schwanzlos, während bei der reziproken Kreuzung alle Junge einen kurzen Schwanz hatten.

HERBERT YOUNG beschreibt (nach H. WEIR, 1889) eine sehr schöne, langhaarige, schwanzlose Katze aus der Kreuzung einer Manx-Katze mit einem Perser Kater.

HODGKINS erhielt aus der Paarung einer Manx-Katze mit gewöhnlichen Katern immer schwanzlose, hybride Kätzchen, die, mit englischen Katzen gepaart, sehr häufig schwanzlose Nachkommen erzeugten.

(Alle diese Angaben erklären sich in der Tat am einfachsten, wenn man annimmt, daß Langschwanzigkeit rezessiv ist und daß die als Versuchstiere verwendeten Manx-Katzen häufig Heterozygoten, in HODGKINS' Fall jedoch homozygotisch waren. A. L.)

LOISEL konnte sich auf der Insel Man eine dem Anschein nach reinrassige Manx-Katze verschaffen, welche sehr vorgerückt trächtig war. Der Vater dieser Katze war unbekannt, die Mutter eine schwarze, schwanzlose Katze. Bisher hatte sie in mehreren Würfen nur schwanzlose Junge geboren. Das letztmal aber war sie von einem langschwänzigen Kater gedeckt worden, „denn sie warf auf der Reise unterwegs vier Junge, von denen drei langschwänzig und eins vollkommen schwanzlos war“. Die ganze Familie wurde nach Paris ins Laboratorium gebracht. Das schwanzlose Junge gedieh schlecht, magerte ab und starb im Alter von 145 Tagen. Die anatomische Untersuchung ergab, daß die drei oder vier Sakralwirbel noch getrennt waren, und daß außerdem zwei oder drei vollständig atrophierte und fast vollständig zu einer einzigen Knochenmasse verschmolzene Schwanzwirbel vorhanden waren.

Nachfragen auf der Insel Man ergaben, daß die echte Manx-Katze völlig schwanzlos ist oder unter der Haut einen knotigen oder etwas gewundenen, sehnigen Faden aufweist. Eine gewisse Anzahl von Individuen besitzen einen mehr oder weniger stark entwickelten Stummelschwanz. Es scheint, daß man diese als gemischten Blutes betrachtet.

LOISEL hat bei einem Pächter in Caignesh (M. KELLY) den Fall beobachtet, daß dessen englische Katze, die von einem Manx-Kater gedeckt worden war, 5 schwanzlose Junge gebar. Er be-

merkt, daß sich hier die Schwanzlosigkeit als dominant, in seinem eigenen Falle aber als dominiert erwies. (Die ganz bei der Hand liegende Erklärung ist aber die, daß der Manx-Kater des Pächters KELLY homozygotisch schwanzlos, LOISELS eigene Manx-Katze hingegen heterozygotisch schwanzlos war, und daß die Schwanzlosigkeit dominant ist. A. L.)

V. Kreuzungskombination verschiedener, heterogener Merkmale. Ch. B. Davenport.

Im Jahre 1906 berichtete Charles B. Davenport über folgenden Vererbungsversuch mit Katzen. Er hatte sich die Aufgabe gestellt, durch Kreuzungskombination von Merkmalen eine weiße, blauäugige, taube, langhaarige, schwanzlose, hyperdaktyle Katze zu züchten. Sein Ausgangsmaterial bestand aus folgenden Tieren:

1. Ein schwarzer, schwanzloser Kater (Manx-Kater).
2. Eine schwarze, normalschwänzige, hyperdaktyle Katze.
3. Eine hyperdaktyle Malteserkatze.
4. Eine weiße, blauäugige, taube, hyperdaktyle Katze.
5. Eine schwarz und gelb getigerte, hyperdaktyle Katze.

Mütter		Geschlecht	Haarfarbe				Augenfarbe		Hörvermögen		Haarlänge		Schwanz		Zehen	
			Schwarz*	Weiß	Schwarz und gelb getigert	Malteser	Grau*	Blau	Scharf*	Fehlt (taub)	Kurz*	Lang	Vorhanden	Fehlt*	Normal*	Hyperdaktyl
No. 3 (hyperdaktyl, langhaarig, langschwänzig, Malteser-Farbe, guthörig)	1.	♂			×		×							×		6—6 6—6
	2.	♀				×	×						×		×	
	3.	♀				×	×							×		7—7 5—5
	4.	♀	×				×							×	×	
	5.	♀				×	×							×	×	
	6.	♀				×								×	×	
No. 4 (hyperdaktyl, kurzhaarig, langschwänzig, weiß, blauäugig, taub)	1.	♀		×				×		×	×		×		×	
	2.	♀		×										×	×	
	3.	♀	×										×		×	
	4.	♀				×								×		6—6 5—5
	5.	♀			×									×	×	
No. 2 (hyperdaktyl, kurzhaarig, langschwänzig, schwarz, scharfhörig)	1.	♀			×								×		×	6—6
	2.	♂	×				×							×		5—6

Der Manx-Kater No. 1 wurde mit den vier weiblichen Katzen 2—4 gekreuzt. Die Katze hat normal an den Vorderfüßen 5, an den Hinterfüßen 4 Zehen. Die hyperdaktylen Versuchskatzen No. 3 und 4 hatten beide vorn 7 und hinten 5 Zehen.

Die Katze No. 5 wird nicht weiter erwähnt. Unter „Malteser“-Katze ist zweifellos eine (langhaarige) Angorakatze verstanden. Die Resultate der Kreuzungen hat DAVENPORT in vorstehender Tabelle zusammengestellt, in der die Sternchen (*) die väterlichen Merkmale, d. h. diejenigen des schwarzen, schwanzlosen Katers markieren.

Wenn man das Resultat mit Bezug auf Haarfarbe, Schwanzlänge und Zehen-
zahl zusammenfaßt, so ergibt sich folgende Zusammenstellung der Kombinationen:

1. Schwarz, geschwänzt, normalzehig.
2. Schwarz, schwanzlos, normalzehig.
3. Schwarz, schwanzlos, hyperdaktyl.
4. Weiß, geschwänzt, normalzehig.
5. Weiß, schwanzlos, normalzehig.
6. Getigert, geschwänzt, normalzehig.
7. Getigert, schwanzlos, hyperdaktyl.
8. Malteser-Farbe, geschwänzt, normalzehig.
9. Malteser-Farbe, schwanzlos, normalzehig.
10. Malteser-Farbe, schwanzlos, hyperdaktyl.

Über den weiteren Verlauf der Vererbungsversuche hat DAVENPORT meines Wissens nichts mitgeteilt.

Ich mache beiläufig darauf aufmerksam, daß EDWARD B. POULTON im Jahre 1883 in der „Nature“ sehr beachtenswerte Mitteilungen über die Vererbung von Überzehen bei der Katze, mit 8 Abbildungen, veröffentlicht hat.

Drittes Kapitel.
Huftiere. *Ungulata*.

Inhalt.

1. Teil. Pferde. Equiden.

A. Das Hauspferd. <i>Equus caballus</i> L.	745
I. Vorbemerkungen. Die Stutbuchforschung	745
II. Vererbung der Haarfarbe und Zeichnung. CRAMPE, PEARSON und Mitarbeiter, HURST, KIESEL, JAMES WILSON, MAX MÜLLER, STURTEVANT, ROBERTSON, BUNSOW, THOMANN, AD. R. WALTHER, WENTWORTH	747
III. Korrelation der Farbe mit andern Eigenschaften; Präpotenz von Farbe, Ge- schlecht und Alter. HARPER, J. B. ROBERTSON und BUNSOW, HURST	780
IV. Überlanges Mähnen- und Schwanzhaar (Wunderpferde). Haltung des Ohres. Eigenschaften des Skeletts. DAVENPORT, ROBERTSON, BUNSOW	784
V. Vererbung der Gangart. BATESON, HERVEY	784
VI. Vererbung von Muskel- und Nervenkraft. Stamina. ROBERTSON, BUNSOW	785
VII. Vererbung von Krankheiten. EHRENSBERGER, ROBERTSON, BUNSOW	792
VIII. Homo- und heterozygotische englische Jagdpferde. HURST	794
B. Die Arthybriden der Equiden.	794
a) Verzeichnis der Equidenarten und der Bastarde zwischen ihnen	795
IX. Verzeichnis der Equidenarten	795
X. Liste der Equidenbastarde.	795
b) Die Bastarde zwischen Pferd und Esel: Maultier und Maul- esel	796
XI. Das Maultier. <i>Equus hybr. mulus</i> (franz. u. engl. „mule“). Fachliteratur. Für Zeichnungsmerkmale: WALTHER	797
XII. Der Maulesel. <i>Equus hybr. hinnus</i> (französisch „bardot“ oder „bardeau“, englisch „hinny“). Fachliteratur. MAX MÜLLER, v. NATHUSIUS	805
XIII. Die Fruchtbarkeit der Bastarde von Pferd und Esel. PAVIOT, WALDOW v. WAHL, GUNN	807
c) Die Bastarde von Zebraarten mit Eselarten	810
XIV. Bastarde von <i>Asinus asinus</i> mit dem Bergzebra, <i>Hippotigris zebra</i> . CUVIER, EWART	810
XV. Bastarde von <i>Asinus hemionus</i> mit dem Burchell-Zebra. EWART	811
d) Die Zebroiden, Bastarde von Pferd und Zebra im weiteren Sinne (<i>Hippotigris</i>), mit besonderer Berücksichtigung der Zuchtversuche von J. COSSAR EWART	812
XVI. Einleitende Bemerkungen	812
XVII. J. COSSAR EWARTS Kreuzungen des Zebrahengstes „Matopo“ mit Pferdestuten	813

XVIII. Bastarde zwischen Pferdehengsten und Zebrastuten. Zebrinnen. EWART . . .	831
XIX. EWART über die Fruchtbarkeit bzw. Unfruchtbarkeit der Zebroiden	834
XX. EWARTS Zusammenfassung	835
XXI. Charakter, Temperament, Kraft, Ausdauer, Leistungsfähigkeit der Zebroiden. EWART, SOKOLOWSKY	836
XXII. Schlußwort.	837
2. Teil. Wiederkäuer. Ruminantia.	
A. Das Rind. <i>Bos</i>	838
I. Vererbung der Farbe und Zeichnung beim Hausrind (<i>Bos taurus</i>) L. RAYMOND PEARL, SPILLMAN, Miss A. BARRINGTON u. KARL PEARSON, JAMES WILSON, LAUGHLIN, KIESEL	838
II. Das schwarze Dexterrind mit Bezug auf die Farbe heterozygotisch? Das homozy- gotisch-schwarze Dexter-Kerryrind kretinistisch? Schwarz und Rot; Kurz- beinigkeit und Langbeinigkeit; Dickleibigkeit und Schlankleibigkeit. JAMES WILSON	851
III. Hornlosigkeit und gehörnter Zustand. BATESON, W. J. SPILLMAN	854
IV. Vererbung der Milchleistung hinsichtlich Quantität und Qualität. ARENANDER, JAMES WILSON, PEARSON.	856
V. Einige Bemerkungen über Kreuzungen zwischen verschiedenen Rinderarten. Fruchtbarkeit der Bastarde aus solchen Kreuzungen. IWANOFF	864
B. Das Hausschaf. <i>Ovis aries</i> L.	865
I. Vererbung der Haarfarbe. WHITE, DAVENPORT, WOOD, J. B. ROBERTSON . . .	865
II. Hornlosigkeit und gehörnter Zustand. Geschlechtsbegrenzte Vererbung? Einfluß von Gonadenhormonen? Vierhörnigkeit. WOOD, ARKELL und DAVENPORT, CASTLE	866
III. Kreuzung zwischen dem weißen, schwarzköpfigen afrikanischen Fettschwanz- schaf (mit Stummelschwanz, Hängeohren und Grannenhaar) und dem einfarbig weißen Berrichonschafe (mit mäßig langem, zylindrischem Schwanz, Stehohren und Wollhaar). DECHAMBRE	871
IV. DARWIN und BRISTOL über das kurzbeinige Ancon- oder Otterschaf	871
C. Die Hausziege. <i>Capra hircus</i> L.	872
Ohrklappchen (Aurikel). Hängeohr. DAVENPORT. Vielhörnigkeit. ROBERT MÜLLER. Angebliche Kreuzungsversuche. ERNST BINDER	872
3. Teil. Schweine. Suina.	
Das Wildschwein und das Hausschwein. <i>Sus scrofa</i> L. und <i>S. scrofa</i> <i>domesticus</i>	878
I. Vererbung der Farbe und Zeichnung. LANDOIS, KÖHNERT, Q. J. u. J. P. SIMPSON, SPILLMAN	878
II. Geringelter und gerader Schwanz. HAGEDOORN. Die rudimentären Zitzen. WENT- WORTH	886
Erster Anhang zum Abschnitt Säugetiere. FURLOTTIS Fall eines nackten Maulwurfs. Eine Mutation?	888
Zweiter Anhang zum Abschnitt Säugetiere. Über die Gründe der Unfruchtbarkeit von Arthybriden bei Säugetieren. IWANOFF . .	888
Dritter Anhang zum Abschnitt Säugetiere. IWANOFFS Versuche der künstlichen Befruchtung von Säugetieren durch natürliches Sperma (1903, 1907, 1911, 1912).	890
Bibliographische Schlußnotizen über Säugetierbastarde (1900—1912)	892

Erster Teil.

Pferde. Equiden.

A. Das Hauspferd. *Equus caballus* L.

I. Vorbemerkungen. Die Stutbuchforschung.

Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung in irgendwie erheblichem, zu Schlußfolgerungen berechtigendem Umfange sind beim Pferde ebenso wenig durchgeführt worden, wie bei irgendeinem anderen größeren Säuger. Die verdienstlichen Untersuchungen von EWART über Telegonie beim Pferde und Kreuzung desselben mit dem Zebra haben zwar den Charakter von Experimenten, blieben aber in ihrem Umfange, man darf wohl sagen selbstverständlich, sehr beschränkt. Und so wird es wohl bleiben müssen. Die Wissenschaft wird sich zufrieden geben müssen, wenn, in früherer oder späterer Zeit, die größeren Kulturstaaen bei den staatlichen Zuchten oder bei der Unterstützung privater Zuchten von größeren, wichtigen Haustieren im eigenen Interesse auch die rein wissenschaftlichen Gesichtspunkte zu angemessener Geltung kommen lassen werden. Diese Gesichtspunkte aber werden von Biologen, die in der Genetik bewandert sind, diktiert werden müssen und nicht in erster Linie von praktischen Züchtern, die, bei voller Anerkennung der Unentbehrlichkeit ihrer Routine, meist vom Züchteraberglauben stark infiziert sind.

Beim Pferde hauptsächlich, und in geringerem Maße auch bei anderen Haustieren, finden die fehlenden experimentellen Untersuchungen ein gewisses Surrogat in der protokollierten Erfahrung der Züchter, in den Stutbüchern. Mehrere solche Stutbücher gehen sehr weit zurück und beziehen sich auf viele Generationen. Freilich pflegen nur sehr wenige Merkmale registriert zu werden. Beim Pferde sind fast nur die Notizen über die Färbung und Zeichnung verwertbar. Die Stutbücher wissenschaftlich so zu erforschen, daß einigermaßen sichere Resultate dabei herauskommen, ist aber gar nicht so leicht. Auch wenn die Protokolle selbst ganz zuverlässig wären, so sind doch neben der Sach- und Fachkenntnis Sorgfalt, peinliche Gewissenhaftigkeit, kritischer Geist und Objektivität unerlässlich. Nur genaue Kenntnis der modernen Vererbungslehre ermöglicht eine richtige Fragestellung und einwandfreie Einordnung und Zusammenstellung der Daten. Auch ist einige Kenntnis in der Biometrik unerlässlich. Es muß immer wieder betont werden, daß man hier ebenso wenig wie auf anderen Gebieten der Vererbungswissenschaft durch bloße Statistik irgendetwas Sicheres über biologische Gesetzmäßigkeiten erreicht. Feststellen, daß in einer Zucht diese oder jene Farben und Zeichnungen in so und so viel Prozenten vorkommen, daß sich die relative Zahl im Laufe der Generationen geändert hat, und zwar in dieser oder jener Weise, daß aus der Kreuzung von $a \times b$, die in 991 Fällen stattfand, so und so oft a , so und so oft b , so und so oft c , so und so oft a und b usw. hervorging, daß ein c -Tier unter seinen Eltern, Großeltern, Urgroßeltern, Ururgroßeltern usw. so und so viele a -,

so und so viele *b*-, so und so viele *c*-Vorfahren zählt, hat an und für sich gar keinen Wert. Am besten wird die Untersuchung begonnen mit der Frage nach dem Vorkommen, bei alternativer Vererbung, von vollkommen rezessiven oder hypostatischen Merkmalen, die bei der Paarung untereinander stets, ausnahmslos konstant bleiben. Hat man hier einen sicheren Stützpunkt gewonnen, so werden sich andere Merkmale oder Gruppen von Merkmalen in ihren gegenseitigen Beziehungen bald provisorisch deuten lassen usw. Die Statistik der Resultate von Rückkreuzungen ist besonders wertvoll. Kompliziertere Erscheinungen der Vererbung und neue Formen derselben werden sich aber wohl überhaupt nicht herausfinden und nachweisen lassen.

Ein Vorteil der Stutbuchforschung ist der, daß sie in einigen Fällen über ein sehr großes Material verfügt, was für die sichere Feststellung der Gesetzmäßigkeit von Vererbungserscheinungen unerläßlich ist.

Im ganzen aber überwiegen die Mängel der Stutbuchforschung ihre Vorteile außerordentlich stark. Die Zahl und der Charakter der der Untersuchung zugänglichen Merkmale ist sehr eng und in dem retrospektiven Material für immer beschränkt. Es fehlt die Möglichkeit der experimentellen Kontrolle, der Variation von Versuchsbedingungen. Und dann sind die Stutbücher selbst nur in beschränkter Weise und in sehr verschiedenem Maße zuverlässig. Oft, ja sogar meist, ist die Zuverlässigkeit in verschiedenen Teilen eines und desselben Zuchtbuchs sehr verschieden. Die Leute, welche die Eintragung besorgten, waren nicht an die peinliche Genauigkeit des Wissenschaftlers gewöhnt. Viele von ihnen waren ganz ungenügend gebildet. Das Vorkommen falscher oder ungenauer Eintragungen, das ja sozusagen selbstverständlich erscheint, ist in nicht wenigen Fällen direkt nachgewiesen, sei es, daß für ein und dasselbe Tier an verschiedenen Stellen desselben Registers verschiedene Eigenschaften angegeben werden, sei es, daß es sich bei der Kontrolle von neueren Angaben herausstellte, daß das betreffende Tier noch lebte, was den Irrtum *ad oculos* zu demonstrieren erlaubte. Dann werden und wurden die verschiedenen Bezeichnungen z. B. von Farben oder gar Farbennuancen in verschiedenen Ländern desselben Sprachgebiets, in verschiedenen Gegenden desselben Landes, in verschiedenen Betrieben, von den aufeinanderfolgenden Registratoren, ja von einem und demselben Registrator zu verschiedenen Zeiten nicht selten mehr oder minder verschieden aufgefaßt. Gewiß spielte und spielt, oft freilich unbewußt, auch das wirkliche oder vermeintliche züchterische Interesse eine Rolle als Ursache ungenauer Registrierung. Sodann ist der Umstand eine Quelle der Unsicherheit, daß die Eintragungen nur bei bestimmten Anlässen und zu bestimmten Zeiten, oft nur bei der Geburt erfolgten, während doch z. B. gewisse Farben, man denke nur an die Schimmelfarbe, sich mit zunehmendem Alter sehr stark verändern können. Eine nachträgliche Korrektur von Angaben ist nur in sehr seltenen Fällen möglich und erlaubt. Ein Beispiel möge den Charakter einer solchen zulässigen Korrektur demonstrieren. Wenn ein Resultat nur deshalb unsicher erscheint, weil in einer Vorfahrgeneration ein Pferd mit brauner Farbe verzeichnet ist, das nicht braun sein dürfte, sondern fuchsfarbig sein müßte, so kann dann mit Sicherheit eine irrtümliche Eintragung an-

genommen werden, wenn beide Eltern des betreffenden Pferdes nachweislich Füchse waren. Denn die Fuchsfarbe ist komplett, ausnahmslos rezessiv, bzw. hypostatistisch.

II. Vererbung der Haarfarbe und Zeichnung. Crampe, Pearson und Mitarbeiter. Hurst, Kiesel, James Wilson, Max Müller, Sturtevant, Robertson, Bunsow, Thomann, Ad. R. Walther, Wentworth.

Die meisten Autoren, welche sich während der Periode, auf die sich meine Berichterstattung erstreckt, mit dem obigen Thema beschäftigten, haben englisch geschrieben. Ich halte es deshalb zunächst für angezeigt, vorzuschicken, wie ich, unter sachkundiger Beihilfe bzw. Zustimmung von Herrn Dr. AD. WALTHER in Gießen, die englischen Bezeichnungen für die wichtigsten in Betracht kommenden Hauptgruppen von Farben mit bei den deutschen Züchtern üblichen Terminis übersetzt habe.

„Chestnut“ ist Fuchsfarbe.

„Black“ ist die schwarze Farbe der Rappen.

„Bay“ ist in England die Allerwärtsbezeichnung für die braunen Pferde mit schwarzen Füßen, schwarzer Mähne und schwarzem Schweif. Im besonderen ist darunter Hellbraun (von Hellrotbraun an) verstanden.

„Brown“ ist Dunkelbraun. Der Deutsche unterscheidet Hellbraun, Braun und Dunkelbraun, wobei er mit Braun das dunklere „bay“ und hellere „brown“ zusammenfaßt.

„Dun“ ist Falb (mit Isabella, „dun cream“).

„Gray“ ist die eigentliche (veränderliche) Schimmelfärbung. Mischung von weißem und farbigem Haar. Hauptform ist der Apfelschimmel (Fig. 184, S. 748). Die „Grays“ werden dunkel geboren, verbleichen aber beim Älterwerden und werden fast oder ganz weiß. Ich spreche von Grauschimmelfarbe.

„Roan“ ist die unveränderliche Schimmelfarbe, welche in ihrer ursprünglichen Nuance für Lebenszeit fast unverändert bleibt. Beispiele: Rotschimmel, Blauschimmel. Die Mischung der weißen und farbigen Haare ist sehr innig und gleichmäßig. Es entsteht sozusagen eine neue Farbe. Ich nenne diese „Roans“ Dauerschimmel.

Dies zur vorläufigen Orientierung. Weiteres über die Pferdefarben, ihre Nuancen und die verschiedenen Formen der Scheckung werden wir in den Referaten selbst erfahren.

Bevor ich zu diesen letzteren übergehe, möchte ich noch besonders ausdrücklich hervorheben, daß WILCKENS und namentlich Crampe, der uns schon von den Nagetieren her bekannt ist, Ende der 80er Jahre sehr gründliche Studien über die Vererbung der Farben am Trakehner Pferdmaterial angestellt haben, hinter denen die neueren Arbeiten ihrer Landsleute KIESEL, EHRENSBERGER und MAX MÜLLER weit zurückstehen. Ein so kompetenter Beurteiler wie JAMES WILSON

äußert sich über diese Arbeiten folgendermaßen: „Wenn diese Abhandlungen in den letzten Jahren bekannt gewesen und konsultiert worden wären, so wäre eine ungeheure Menge harter Arbeit erspart worden, denn sie hätten es leicht gestattet, über die relative Stellung von Fuchsfarbig, Schwarz, Braun und Schimmelfarbig Klarheit zu erlangen. WILSON zitiert drei von den Schlußfolgerungen, die CRAMPE hinsichtlich des Resultates der Paarung von gleichfarbigen Tieren hervor-gehoben hat.

1. Fuchse zeugen miteinander ausschließlich Fuchsfüllen, darunter stichelhaarige Fuchse und Fuchsschimmel.

2. Rappen zeugen sowohl Rappen- als Fuchsfüllen, ebenso wie stichelhaarige Füllen und Schimmel mit diesen Farben.

3. Braune Pferde miteinander gepaart bekommen Füllen von allen Farben.

CRAMPE stellt fest, daß man in den Stutbüchern Ausnahmen von den Regeln, die sich auf die Fuchsfarbe und das Schwarz beziehen, vorfindet, daß aber diese

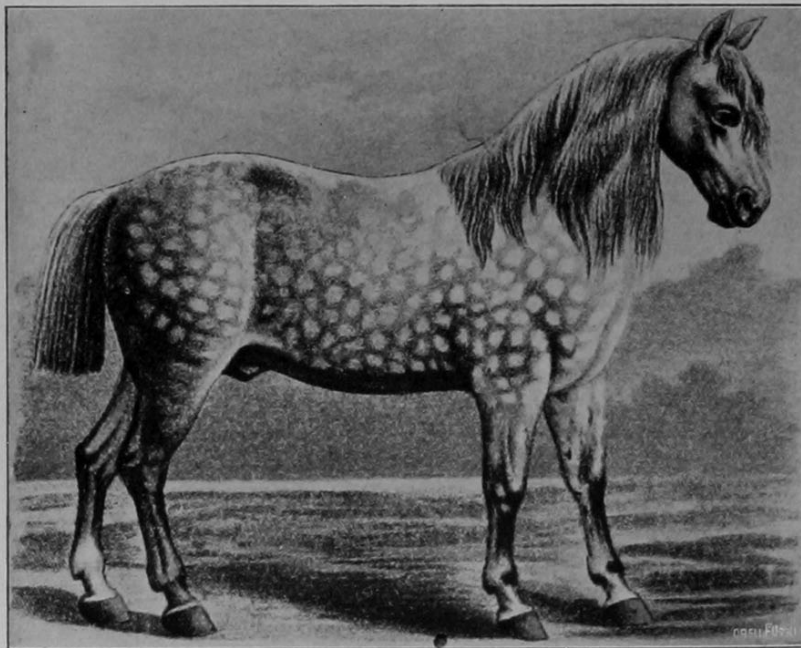


Fig. 184.

Apfelschimmel. Die Abbildung (Bayrisches Pferd) soll bloß dazu dienen, die „Apfelung“ bei einem Grauschimmel zu demonstrieren: ziemlich dicht stehende, hellere, rundliche Flecke auf dunklerem Grunde. Nach BRÄUERS Tafel der Pferderassen.

Ausnahmen zum weitaus größten Teil auf irrtümlichen Eintragungen beruhen. Über die Stellung der Grauschimmel und Dauerschimmel zu den übrigen Farben ist CRAMPE nicht ins Klare gekommen, und es war ihm deshalb unverständlich, daß diese Mischfarben gelegentlich als von anderen Farben herrührend notiert werden. Das Vorkommen von Dauerschimmeln und Grauschimmeln bei Braunen veranlaßte ihn zu der Aussage, daß die Braunen alle Arten von Farben erzeugen.

Eine der wertvollsten, vielleicht die wertvollste Urkunde auf dem Gebiete der Pferdezucht ist das bis auf das Ende des 18. Jahrhunderts zurückgehende englische „*Weatherbys General Stud Book of Race Horses*“, das bis Ende 1904 schon 20 Bände umfaßte. Diese Fundgrube ist von zwei verausbeutet worden. **Pearson** (mit **N. Blanchard** und **Alice Lee 1902, 1903**), das berühmte Haupt der englischen, mathematisch-biometrischen Schule, hat seine *biometrischen Methoden* angewendet und für die Vererbung von Farben keine Spur des Waltens von MENDELSchen Gesetzen zu entdecken vermocht. Das Auftreten einer bestimmten Farbe wird, wie das anderer Eigenschaften, hier und anderswo nach den GALTON-PEARSONSchen Gesetzen des Ahnenerbes in weitgehendem Maße von dem häufigeren oder weniger häufigen Vorkommen der betreffenden Eigenschaft in der Aszendenz bestimmt. Von Dominanz und Rezessivität keine Spur. Jede Farbenvarietät ist ein unentwirrbares Produkt der Generationen zurückreichenden Bastardierung. **Hurst** hingegen (1906) hat die neueren, exakter geführten Bände des genannten Gestütbuches von *biogenetischen Gesichtspunkten* aus auf die Erbliehkeitsverhältnisse der Farben Hellbraun („bay“), Dunkelbraun („brown“) und Fuchsröt („chestnut“) untersucht und kam (auch gegenüber WELDON) zu dem zuverlässigeren Resultat, daß die Fuchsfarbe sich zu Braun typisch rezessiv verhält. Mit bekannten Erscheinungen der alternativen Vererbung sind folgende Ermittlungen in gutem Einklang: Es gibt zwei Sorten von (dominanten) hellbraunen und zwei Sorten von (dominanten) dunkelbraunen Pferden, a) solche (offenbar Homozygoten), welche bei Kreuzung mit Füchsen keine fuchsfarbigcn Füllen liefern, und b) solche (offenbar Heterozygoten), welche bei Kreuzung ungefähr ebensoviele Füchse wie Dunkel- und Hellbraune zusammen erzeugen. Rezessive Füchse, d. h. Resurgenten aus der Kreuzung heterozygotisch hell- bzw. dunkelbrauner Pferde, erweisen sich in der Regel als reinrassig. Von dieser Regel wurden unter 1104 Fällen nur neun Ausnahmen entdeckt.

Wir denken gar nicht daran, in annähernd vollständiger Weise über alles zu referieren, was in der Dekade 1900—1912 über die Vererbung der Pferdefarben mit dem Anspruch auf wissenschaftliche Ernsthaftigkeit oder dem Anstrich einer solchen veröffentlicht worden ist. Es ist vor allem nicht unsere Aufgabe, die nicht-experimentelle, speziell die nur statistische Forschung zu berücksichtigen. Eine Ausnahme machen wir nur bei der kritischen Gestütbuchforschung in der Genetik einigermaßen bewandeter Autoren. So können wir auf ein sehr eingehendes Referat der KIESELSchen Abhandlung „Über die Vererbung von Farben und Abzeichen beim Pferde“ verzichten, wenn sie auch in einer angesehenen deutschen Zeitschrift für Tierheilkunde erschienen ist. Die moderne Genetik scheint dem Verf. der Abhandlung, obschon sie erst 1908 erschienen ist, völlig unbekannt. Das hie und da vorkommende Wort Dominanz ist das einzige, was an MENDEL inneren könnte. Die Literaturangaben beschränken sich auf Abhandlungen von ADAMETZ und HAACKE. Auch die älteren vorzüglichen Untersuchungen von CRAMPE, hinter denen seine Arbeit weit zurückbleibt, sind KIESEL vollständig unbekannt geblieben. Der Verf. äußert sich über sehr verschiedenartige Dinge, die zu dem bekannten, althergebrachten Kreis der Ideen, Anschauungen und Kontrollarten gehören. Das Material KIESELS bestand zum Teil aus Aufzeichnungen (Hengstbüchern, Stutenverzeichnissen), zum Teil aus lebenden Tieren, beide dem K. Württembergischen Landgestüt

gehörig. Um über die Vererbung der Farben ins Klare zu kommen, stellte er, gestützt auf diese Grundlagen, für jede Familie, deren Glieder nach Farbe und Abzeichen genau bekannt waren, ein Schema (eine genealogische Tabelle) auf, das die Vater- und Muttertiere mit ihrer Aszendenz enthielt und worin für jedes Tier Farbe und Abzeichen, sowie Rassezugehörigkeit und Geburtszeit angegeben waren. Um zu ermitteln, „ob und wie sich die Farben der Eltern auf die Nachkommenschaft übertragen“, verarbeitete er nun diese Schemata in folgender Weise. „Die Eltern wurden insgesamt nach Farbengleichheit oder -ungleichheit gruppiert; in der Gruppe der Farbengleichheit wurde gezählt, wie viele Nachkommen der Farbe der Eltern gleich waren, wie viele hellere und wie viele dunklere Farben aufwiesen. Ähnlich wurde in der zweiten Gruppe verfahren. Es gab dort folgende Möglichkeiten: 1. Das Junge ist dem dunkleren der Eltern an Farbe gleich, 2. es hat die Farbe des helleren, 3. es ist heller gefärbt als das hellere, 4. es ist dunkler gefärbt als das dunklere Elterntier, und endlich 5. seine Farbe liegt in der Mitte zwischen den Farben der Eltern.“ Als Resultat der Zählung teilt der Verf. folgendes mit: „Unter 414 gezählten Elternpaaren waren in 102 Fällen die Eltern gleich an Farbe, in 312 Fällen verschieden. Von den Nachkommen jener 102 farbgleichen Eltern wiesen 89 die Farbe der beiden Eltern auf; dunklere Farbe hatten 5, hellere 8 Tiere. Von den 312 Nachkommen der farbungsgleichen Eltern wiederholten 212 die Farbe eines der Eltern und zwar 138 die Farbe des helleren, 74 die Farbe des dunkleren der Eltern. 100 unterschieden sich bezüglich der Farbe mehr oder weniger von den Eltern, und zwar hatte das Junge hellere Farbe als das hellere der Eltern in 25 Fällen, dunklere Farbe als das dunklere der Eltern in 18 Fällen, und die Farbe hielt etwa die Mitte zwischen denjenigen der Eltern in 57 Fällen.“ Es muß hier ergänzend gesagt werden, daß KIESEL in seinem Material die Rappfarbe, die schwarzbraune, die braune und die Fuchsfarbe mit ihren Unterabteilungen unterscheidet. Die Fuchsfarbe stand gegenüber den anderen quantitativ zurück.

Zur Charakteristik der Ideenkreise, in denen sich KIESEL bewegt, wollen wir mitteilen, daß er aus seinem Zahlenmaterial auch Auskunft über die Frage zu erhalten glaubt, „ob die Farbe unter den Pferden des Württembergischen Landgestüts sich verschlechtert oder gebessert hat“. Man brauche „nur die Fälle, in welchen die Farbe heller geworden ist, denjenigen gegenüber zu stellen, in welchen sie dunkler geworden oder mindestens unverändert geblieben ist“. Denn schon „das letztere bedeutet einen wesentlichen Gewinn angesichts der Tatsache, daß die Domestikationsverhältnisse entschieden degenerativ wirken. Nach KIESEL geben nämlich die verschiedenen Domestikationsfarben Unterschiede in der Konstitution an, und zwar wird mit dem fortschreitenden Übergang von den dunkleren zu den helleren Farben die Konstitution fortschreitend verschlechtert, wobei Albinismus das Extrem darstellt. „Ergibt sich zugunsten der dunkleren Farben ein wesentliches Plus, so ist damit die Frage bejaht, vorausgesetzt natürlich, daß dieses Plus sich entweder gleichmäßig auf die Einzelgenerationen verteilt oder bis zur Gegenwart zunähm.“ KIESEL hat sich vom Zutreffen dieser Voraussetzung überzeugt.

Hinsichtlich der Farbe faßt er seine Ergebnisse in folgenden Sätzen zusammen:

„1. Sind beide Eltern farbgleich, so erhält mit größter Wahrscheinlichkeit das Junge die elterliche Farbe.

2. Sind die Eltern farbungsgleich, so entspricht die Farbe des Jungen in der großen Mehrzahl der Fälle derjenigen eines der Eltern.

3. Die Rassenkreuzung hat die Tendenz, bei der Nachkommenschaft häufiger dunkle Farben auftreten zu lassen, als das cet. par. bei homogenen Tieren der Fall ist. Es hängt dies offenbar mit der Besserung der Konstitution durch die Kreuzung zusammen.

4. Beim württembergischen Landgestütsschlag macht sich eine deutliche Abdunklung der Deckhaarfarbe (verbunden mit Reduktion der Abzeichen) bemerkbar. Es ist daraus auf eine gesunde Entwicklung dieses Pferdeschlages zu schließen.“

(Bei alledem sucht der Leser merkwürdigerweise in der ganzen KIESELSchen Abhandlung vergeblich nach einer Behandlung der Hauptfrage, derjenigen nach dem erblichen Verhalten der verschiedenen besonderen Farben (Fuchsfarbe, Braun, Schwarzbraun, Schwarz usw.) nach gleichsinniger Paarung und nach Kreuzung und in den verschiedenen Generationen. A. L.)

Die Vererbung der (weißen) Abzeichen. KIESEL hat folgende Abzeichen angetroffen: 1. Abzeichen am Kopfe: a) Stirnabzeichen: weiße Haare auf der Stirne, Blüm-

chen und Flocke, Stern. b) Nasenabzeichen: Nasenstrich. c) Stirn-Nasenabzeichen: Blässe. d) Lippenabzeichen: Schnippe, weiße Unterlippe, Milchmaul. 2. Abzeichen an den Extremitäten: Weißes Haar an der Krone, am Ballen, gefleckte Ballen, weiße Krone, weißer Ballen, weiße Fessel, halbweiße Fessel, gefleckte Fessel, hoch gefesselt, gestieft und hoch gestieft.

Da die Abzeichen bei seinem Material sehr verbreitet sind und an einem und demselben Tier in den meisten Fällen mehrere in die Erscheinung treten, so ist, sagt KIESEL, die Mannigfaltigkeit in der Möglichkeit der Vererbung derselben sehr groß. KIESEL gibt eine Zusammenstellung aller dieser Möglichkeiten und hat sein Material nach derselben verarbeitet. Diese Zusammenstellung ist so charakteristisch, daß wir sie, freilich nicht ohne begreifliches Zögern, reproduzieren.

A. Nur ein Elterntier hat Abzeichen.

a) Vererbt dieselben an das Junge nicht;

b) vererbt sie

- | | |
|-----------------------------|----------------------|
| 1. in gleicher Zahl | } mit Kombinationen. |
| 2. in kleinerer Zahl | |
| 3. in gleicher Größe | |
| 4. in vergrößertem Maßstab | |
| 5. in verkleinertem Maßstab | |

c) Die Abzeichen eines der Voreltern kommen beim Jungen zum Vorschein, entweder für sich, oder sie treten in Konkurrenz mit den Abzeichen eines der Eltern. Die Möglichkeiten im letzteren Fall sind dann dieselben wie bei B.

B. Beide Eltern haben Abzeichen.

a) Die Abzeichen werden beiderseits nicht vererbt;

b) die Abzeichen werden vererbt

a) eines der Eltern dominiert

- | | |
|---|---|
| 1. es vererbt ausschließlich | } mit den besonderen Möglichkeiten von A. b). |
| 2. es vererbt bedeutend mehr als das andere | |

β) beide Eltern vererben ziemlich gleichmäßig

- | | |
|--|---|
| 1. die Abzeichen der Eltern addieren sich (Mosaik) | } |
| 2. die Abzeichen beider Eltern verschmelzen | |

c) die Abzeichen der Aszendenz werden vererbt

a) ausschließlich,

β) kombiniert mit elterlichen Abzeichen, analog B. b).

KIESEL hat in der Tat alle diese Möglichkeiten verwirklicht gesehen. Unser Verf. hält, in Übereinstimmung mit einem bei den Züchtern weit verbreiteten, uralten Glauben oder Aberglauben das Vorkommen von Abzeichen für ein Indizium von Minderwertigkeit. Zunehmende Zahl und Größe von Abzeichen entsprechen im allgemeinen einer zunehmenden Verschlechterung der Konstitution. In erster Linie ist die Entstehung der Abzeichen auf schlechte Zirkulationsverhältnisse in den peripheren Körperbezirken, wo sie ausschließlich auftreten, zurückzuführen. „Ein Organismus, eine Familie, eine Rasse, welche Hautstellen mit schlechten Zirkulationsverhältnissen und damit geringer Lebensenergie entstehen lassen, und, was wichtiger ist, durch längere Zeit hindurch als eigentümliches Merkmal erhalten, können auf das Prädikat voller biologischer Tüchtigkeit keinen Anspruch machen.“

Hinsichtlich der Vererbung der Kopfabzeichen kommt KIESEL zu folgenden Ergebnissen:

„1. Wenn beide Eltern Kopfabzeichen haben, so treten auch bei den Jungen mit Wahrscheinlichkeit Kopfabzeichen auf.

2. Hat nur ein Elterntier ein Kopfabzeichen, so ist die Wahrscheinlichkeit der Vererbung desselben weit kleiner als bei 1.

3. Die Größe der Kopfabzeichen bei den Eltern übt im allgemeinen auf die Wahrscheinlichkeit der Vererbung eines Kopfabzeichens einen merkbaren Einfluß aus, insofern, als bei größeren Abzeichen der Eltern bei den Jungen relativ mehr Abzeichen auftreten als bei kleineren Abzeichen.

4. Die Fälle des Nichtvererbtwerdens der Abzeichen sind um so zahlreicher, je kleiner die elterlichen Abzeichen sind und sie sind zahlreicher, wenn nur ein Elterntier Abzeichen hat.

5. Werden die elterlichen Abzeichen vererbt, so erscheinen sie bei den Nachkommen im allgemeinen meist verkleinert wieder. Bemerkenswert ist dabei, daß die Verkleinerung besonders dann eine auffallende ist, wenn ein Elterntier eine Blässe hat, daß sie dagegen nicht so sehr in die Augen fällt, bzw. gar nicht nachzuweisen ist, wenn beide Eltern einen Stern tragen. — Man kann also sagen, daß die großen Kopfabzeichen bei meinem Untersuchungsmaterial (und wahrscheinlich bei allen nach vernünftigen Grundsätzen gezüchteten Pferderassen) auf dem Aussterbeetat stehen. Der Stern dagegen ist ein ziemlich konservatives Abzeichen.

6. Noch mehr als die Blässe neigt die Schnippe zum Verschwinden.“

Vererbung der Abzeichen der Extremitäten. KIESEL hebt für beide Extremitätenpaare folgende Ergebnisse hervor:

„1. Je mehr Abzeichen die Eltern aufweisen, desto sicherer werden die Abzeichen auf die Jungen vererbt und um so mehr Abzeichen erhalten die Jungen.

2. Vermindert sich die Zahl der Abzeichen, so vermindert sich auch die Größe derselben.“

Bezüglich der Vererbung der verschiedenen Abzeichen (des Kopfes und der Extremitäten) bestehen nach KIESEL folgende weitgehenden Übereinstimmungen:

„1. Alle Abzeichen haben die entschiedene Tendenz zur Verkleinerung;

2. Größe und Zahl der Abzeichen der Jungen stehen im allgemeinen in einem geraden Verhältnis zu Größe und Zahl der elterlichen Abzeichen. Endlich wurde noch allgemein festgestellt, daß, wenn beide Eltern homologe Abzeichen haben (z. B. je am linken Vorderbein), die letzteren sicherer vererbt werden, als wenn nur ein Elterntier Doppelabzeichen hat.“

KIESEL fügt noch folgendes hinzu: „Trotz dieser Übereinstimmung unterscheiden sich aber die Abzeichen der verschiedenen Körperteile in ihrer Vererbungstendenz nicht unwesentlich. Während die Beinabzeichen leicht ganz verschwinden, erhält sich von den Stirnabzeichen mit ziemlicher Zähigkeit der Stern.“ — (Einige Seiten weiter vorn, S. 206, sagt KIESEL: „Vergleicht man die Abzeichen des Kopfes mit denjenigen der Extremitäten nach Größe, Zahl und Tendenz, so fällt vor allem auf, daß die Kopfabzeichen bis zu einer bestimmten Grenze viel weniger konservativ sind als die der Beine; sie nehmen sehr schnell an Größe ab und verschwinden leicht bis auf ein kleines Stirnabzeichen. Die Beinabzeichen, auch wenn sie nachgewiesenermaßen die entschiedene Tendenz zur Verkleinerung haben, gehen langsamer zurück und vergrößern sich auch unverhältnismäßig häufiger.“) — „Die großen Kopfabzeichen haben die Neigung, sich in der Querrichtung zu teilen, während eine wirkliche Teilung der Abzeichen der Extremitäten nicht vorkommt. Mit der Vermehrung der Vorderbeinabzeichen ging in allen Fällen parallel eine Vergrößerung derselben (allerdings nur 9 Fälle!), während bei den Hinterbeinabzeichen die Verkleinerung der Abzeichen immer im Vordergrund stand. Trotzdem ist im ganzen die Größenabnahme der ersteren bedeutender als die der letzteren.“

James Wilson (1910), Professor der Landwirtschaft am Royal College of Science in Dublin, hat sich sehr große Mühe gegeben, in Vervollständigung der Arbeit von HURST aus englischen Gestüdebüchern Materialien zur Beurteilung der Erbliehkeitsverhältnisse der Haarfarben verschiedener Pferderassen zu gewinnen und dabei die wiederholt betonten, aus verschiedenen Fehlerquellen stammenden Unzuverlässigkeiten solcher Register einigermaßen auszuschalten. Die meisten Unzuverlässigkeiten beruhen, wie an einigen Beispielen schlagend bewiesen wird, in der unsicheren Unterscheidung der Farbennuancen. Vielfach wird die Farbe eines und desselben Tieres verschieden angegeben (Hellbraun oder Dunkelbraun oder umgekehrt; Fuchsfarbig oder Hellbraun, Braun oder Schwarz), je nachdem es als Füllen oder dann später als Mutterstute registriert ist. Vielfach sind dunkelbraune Pferde als schwarze eingetragen. Die Unterscheidung wäre

indessen nicht so schwer, denn die wirklich schwarzen Pferde haben auch eine schwarze Schnauze, während die braunen einen braunen Fleck an der Nase aufweisen.

Die Resultate, die WILSON erhalten hat, sind aus diesem Grunde etwas unsicher, und es hat für uns keinen Zweck, seine tabellarischen Auszüge aus den Zuchtbüchern wiederzugeben, die sich zunächst auf die fünf Farben: Grauschimmelig, Dunkelbraun, Hell- oder Rotbraun, Schwarz und Fuchsrot beziehen. Es stellte sich als sicher heraus, daß die Grauschimmelfarbe („grey“) epistatisch zu den übrigen genannten Farben ist, ferner Braun zu Schwarz und Schwarz zu Fuchsrot („chestnut“), das also gegenüber allen anderen genannten Farben unterliegt. Unsicher ist noch innerhalb der braunen Farbe die Stellung von Dunkelbraun („brown“) zu Hell- oder Rotbraun („bay“); wahrscheinlich ist ersteres epistatisch zu letzterem. Vielleicht ist das „bay“ ein verdünntes „brown“.

Besondere Aufmerksamkeit verdient die Haarfarbe, die englisch „roan“ genannt wird. Wir haben diese Farbe beim Pferde als Dauerschimmelfarbe bezeichnet, die unveränderliche Mischfarbe der Rotschimmel, Blauschimmel usw. Die Dauerschimmelfarbe („roan“) entsteht, wenn mit den farbigen Haaren weiße fein gemischt sind, doch erstreckt sich diese Vermischung nicht oder nur wenig auf die Beine, welche die reine Grundfarbe beibehalten. Der Faktor für Dauerschimmelhaar ist in gewissem Sinne, wie der Faktor für das Grauschimmelhaar, zu allen anderen genannten Farbfaktoren epistatisch, doch in etwas anderer Weise. Während Grauschimmelfarbe die anderen hypostatischen Farben vollständig erdrückt, verdeckt, so streut eben der Faktor für Dauerschimmelfärbung weiße Haare zwischen die farbigen ein, so daß Dunkelbraunschimmel, Hellbraunschimmel, Schwarzschimmel und Fuchsschimmel entstehen, wie man auch bei den gewöhnlichen Grauschimmeln Braunschimmel, Schwarzschimmel, Fuchsschimmel usw. unterscheidet. Das Gen für Dauerschimmelfarbe ist unabhängig von den speziellen Farbengenen. Unaufgeklärt bleibt noch das gegenseitige Verhalten von Grauschimmelhaar zu Dauerschimmelhaar. WILSON hat auch einiges über die Erblichkeitsverhältnisse der Farbe ermittelt, die englisch „dun“ heißt. Es ist wohl das gelbe oder Falbhaar (inkl. Isabellhaar) der deutschen Züchter. Es kann als sicher gelten, daß diese Farbe epistatisch zu Dunkelbraun, Hellbraun, Schwarz und Fuchsrot, als bloß wahrscheinlich hingegen, daß sie hypostatisch zur Grauschimmelfarbe ist. Dieses letztere Ergebnis wird sodann von WILSON in einem an die englische Zeitschrift „Nature“ gerichteten Briefe (1910, Vol. 84, p. 328) bestätigt. WILSON spricht im Anschluß an diese Feststellung die Vermutung aus, daß der berühmte Lord MORTONSche Bastard zwischen Quagga und Fuchs (Fig. 61, S. 180) gar kein wirklicher Bastard war. (Wir lesen in SIMON VON NATHUSIUS, Die Pferdezucht, 1902, p. 99, unter „Falbhaar“: Zuweilen tritt neben dem Aalstrich noch der sogenannte Eselsstreifen, längs der Schultergräte laufend, auf und an den Oberschenkeln einige matt angedeutete Querstreifen, die an die Verwandtschaft mit den Tigerpferden (Zebra und Quagga) erinnern.“ Für genauere, auf großer

eigener Erfahrung hierüber beruhende Angaben über Zebrastreifung beim Pferde vergleiche man EWART, S. 825, 826).

Im Heft 5 der „Arbeiten der Deutschen Gesellschaft für Züchtungskunde, Sitz Berlin“, veröffentlicht **Max Müller (1910)**, Privatdozent für Tierzucht an der Landwirtschaftlichen Hochschule zu Berlin, unter anderem auch Resultate von Erhebungen über die Vererbung der Farben beim Pferde. Es ist fast unglaublich, daß auch diesem Verf. die ganze moderne MENDELSche Forschung gänzlich unbekannt geblieben ist.

Der Verf. hat seine Vererbungsstudien im Hauptgestüt Beberbeck (Cottbuser Kreis) angestellt, vor allem aber hat er sich sein Material aus den sehr sorgfältig geführten Gestütsbüchern des Hauptgestütes Graditz (im nämlichen Kreise) zusammengesucht.

Er kann die von CRAMPE (1888) gemachten Beobachtungen bestätigen und kommt zu den folgenden Resultaten:

a) „Füchse in Farbenreinzucht gepaart liefern ausschließlich Füchse.“ Zum Beweise führt Verf. außer den Cottbuser Erfahrungen auch noch die Zuchtergebnisse an, die man mit dem Celler Landbeschäler Nelusko erzielt hat. „Nelusko hat in Hannover innerhalb seiner ersten neun Deckjahre mit 206 Fuchsstuten 206 Fuchsfohlen gezeugt.“

b) „Rappen in Farbenreinzucht gepaart liefern sowohl Rappen als auch Füchse, sowie Stichelhaarige und Schimmel. Nach CRAMPE zeugen Rappen in Farbenreinzucht sehr selten, wahrscheinlich gar keinen Braunen, nach den Erfahrungen des Herrn von OETTINGEN und nach meinem Beberbecker und Graditzer Versuchsmaterial niemals schwarzbraune oder dunkelbraune Fohlen.“

c) „Die Braunen, in Farbenreinzucht gepaart, zeugen Pferde in allen Farben. Die Braunen variieren in noch viel höherem Maße als die Rappen. Es ist also unmöglich, eine Herde brauner Pferde farbenrein zu erhalten.“

Soweit stehen die MÜLLERSchen Ermittlungen mit den gleichzeitigen WILSONschen Resultaten im besten Einklang. Braun (die verschiedenen Abtönungen inbegriffen) ist eben epistatisch zu Schwarz und Fuchsrot, und Schwarz zu Fuchsrot. Fuchsrot ist zu allen Farben hypostatisch.

Ferner sagt MÜLLER:

d) „Bei der Farbenkreuzung, wie z. B. Braun mit Fuchs oder Rappe, oder Fuchs mit Rappe usw., läßt sich nicht mit Wahrscheinlichkeit die Farbe des künftigen Fohlens voraussagen. In einigen Fällen dominiert die Fuchs-, in anderen die braune oder auch die Rappvarietät. Hierbei machte ich die Erfahrung, daß gewisse Hengste oder Stuten bei Farbenkreuzung mehr die eine oder die andere Farbe vererbten. Bei Farbenkreuzung können meiner Ansicht nach die im Keimplasma enthaltenen Farbedeterminanten der Vorfahren ebenso ausschlaggebend sein wie diejenigen der Eltern; denn bei Farbenkreuzung können sich ja mehrere gleichartige Farbedeterminanten der Vorfahren summieren und auf diese Weise andere unterdrücken.“

Anstatt diese Aussagen zu diskutieren, ziehen wir es vor, die MÜLLERSchen Auszüge aus den Gestütbüchern von Gr ad it z von den MENDELSchen Gesichtspunkten aus zu prüfen, die zuerst HURST und dann JAMES WILSON, bei ihren mühsamen, kritischen Nachforschungen in den englischen Gestütbüchern gewonnen haben. Wir erinnern daran, daß WILSON für das Pferd, abgesehen von Farben, die für uns hier nicht in Betracht kommen, wie Schimmelfarbe und Falb, folgende Hierarchie der Farbfaktoren sehr wahrscheinlich gemacht hat: Dunkelbraun > Hellbraun > Schwarz > Fuchsrot. Die Beziehungen von Dunkelbraun zu Hellbraun sind jedoch noch nicht ganz sicher, und da auch MÜLLER die verschiedenen Abstufungen von Braun (Braun, Schwarzbraun, Dunkelbraun, Kastanienbraun, Rotbraun, Rehbraun) nicht scharf auseinanderhält, beziehungsweise zu dem Sammelbegriff Braun zusammenfaßt, so wollen wir uns auf die Unterscheidung der drei Farben Braun, Schwarz und Fuchsrot beschränken. Braun wäre epistatisch zum Schwarz der Rappen und das Rappenschwarz epistatisch zum Rot oder Rotbraun der Fuchse.

A sei das Gen für Braun; a sein Fehlen,
 B sei das Gen für Schwarz; b sein Fehlen,
 C sei das Gen für Fuchsrot; c sein Fehlen.

C scheint nirgends zu fehlen, so daß wir es aus den Formeln weglassen könnten. Die Formel für die Farbe einer komplett homozygotischen, rein braunen Pferderasse wäre

$$A A B B C C.$$

Die Formel für homozygotisch Rappenschwarz $a a B B C C$.

Die Formel für Fuchsrot $a a b b C C$.

Daneben kommen selbstverständlich die heterozygotisch braunen und heterozygotisch schwarzen Tiere und Diheterozygoten vor:

$$A a B B C C, A A B b C C, A a B b C C, A a b b C C, a a B b C C.$$

Die MÜLLERSchen Ermittlungen, die wir verwenden, beziehen sich auf die Paarungen der vier Beschälhengste H a n n i b a l (ein Fuchshengst), M a n n e r s (dunkelbraun), C h a m a n t (dunkelbraun) und A r t a l d (Rappe) mit zahlreichen (gegen 100) Stuten verschiedener Farbe, bei welchen Kreuzungen sowohl die Farbe der Mutterstuten als die der Füllen registriert wurde.

A. Die Kreuzungen von Hannibal (fuchsrot, $a a b b C C$).

Im Gestütbuch sind Kreuzungen mit braunen, schwarzen und mit Fuchs-Stuten verzeichnet. Kreuzung von Fuchsrot mit Braun wird in den meisten Fällen Braun ergeben:

$$\begin{array}{l} A A B B C C \\ a a b b C C \times A A B b C C \\ A A b b C C. \end{array}$$

Gelegentlich aber neben Braun auch Schwarz:

$$a a b b C C \times \begin{array}{l} A a B B C C \\ A a B b C C. \end{array}$$

Und neben Braun Fuchsrot: $a a b b C C \times A a b b C C$.

Da in den fraglichen Gestüten, nach den Verzeichnissen zu schließen, meist braune und fuchsrote Pferde vorkommen und wenig Rappen, so werden die braunen Tiere vielfach den Faktor für Schwarz negativ oder doch heterozygotisch enthalten und es ist deshalb wahrscheinlicher, daß dort aus der Kreuzung von Fuchsrot \times Braun Fuchsrot, als daß Schwarz hervorgeht.

$$\begin{array}{l} a a b b C C \times A a b b C C = 50\% A a b b C C \text{ (Braun)} \\ + 50\% a a b b C C \text{ (Rot)} \end{array}$$

ist also wahrscheinlicher als

$$\begin{array}{l} a a b b C C \times A a B B C C = 50\% A a B b C C \text{ (Braun)} \\ + 50\% a a B b C C \text{ (Schwarz)} \end{array}$$

Das MÜLLERSche Verzeichnis enthält 12 Kreuzungen des Fuchshengstes Hannibal mit braunen Stuten, aus welchen 9 braune und 3 fuchsrote Füllen hervorgingen.

Es ist ferner eine Kreuzung von Hannibal mit einer schwarzen Stute (Hortensia) verzeichnet, aus der ein dunkelbraunes Füllen hervorging. Das ist gegen die theoretische Erwartung, weil Schwarz hypostatisch zu Braun ist. Allein es heißt von diesem Füllen „Farbe mehr von der Stute“, und im Text p. 61 wird die Mutterstute unter den 10 braunen Stuten aufgeführt. Offenbar war Hortensia nicht rein schwarz, sondern schwarzbraun.

Das Verzeichnis enthält 5 Paarungen des fuchsroten Hengstes mit fuchsroten Stuten, welche gemäß der theoretischen Erwartung lauter fuchsrote Füllen ergaben (5 Fuchsstuten).

B. Kreuzungen des dunkelbraunen Hengstes Manners.

Mutmaßliche Formel $A A B B C C$ (oder $A A B b C C$
oder $A A b b C C$).

Homozygotisch Braun muß mit allen Farben Braun geben, wie das bei diesen Kreuzungen der Fall war. Daher wurde $A A$ in die Formel eingestellt.

- 4 Kreuzungen von Manners mit braunen Stuten ergaben 4 braune Füllen,
10 „ „ „ mit fuchsroten Stuten ergaben 10 braune Füllen.

C. Kreuzungen des dunkelbraunen Hengstes Chamant.

Die Zuchtergebnisse legen den Gedanken nahe, daß Chamant mit Bezug auf Braun heterozygotisch war ($A a$), und daß bei ihm der Faktor für Schwarz fehlte ($b b$). Seine Formel wäre also $A a b b C C =$ Braun. Kreuzungen mit homozygotisch Braunen hätten also lauter braune, solche mit heterozygotisch Braunen braune und fuchsrote Nachkommen im Zahlenverhältnis 3 : 1 geben müssen (letzteres für den Fall, daß auch die Stuten das Gen für Schwarz nicht besaßen). Mit Schwarz gekreuzt, mußten nach der theoretischen Erwartung Schwarze und Braune in gleicher Zahl und mit Fuchsrot gekreuzt Braune und Rote in gleicher Zahl entstehen. Die tatsächlichen Kreuzungsergebnisse waren:

29 Kreuzungen des dunkelbraunen Hengstes Chamant mit braunen Stuten ergaben 25 braune und 4 fuchsrote Füllen.

3 Paarungen von Chamant mit der Rappenstute Minor zeitigten drei braune Füllen.

10 Kreuzungen von Chamant mit Fuchsstuten lieferten 4 braune und 6 fuchsrote Füllen.

Hier ist das Ergebnis der Kreuzung mit Schwarz etwas unerwartet, wenn auch innerhalb der Fehlergrenzen liegend.

D. Kreuzung des Rapphengstes Artald.

Im ganzen 21 Kreuzungen, nämlich:

a) 14 Kreuzungen von schwarz Artald mit braunen Stuten zeitigten 7 braune, 4 schwarze und 3 fuchsrote Füllen.

Dieses Resultat bietet keine Schwierigkeiten; Kreuzungen von $a a B b C C$ (die wahrscheinlichste Formel für Artald) mit den verschiedenen Genotypen von Braun ($A A B B C C$, $A a B B C C$, $A A B b C C$, $A a B b C C$, $A A b b C C$, $A a b b C C$) können sehr leicht solche Zahlen und müssen qualitativ dieses Resultat ergeben.

b) Zwei Kreuzungen von schwarz Artald mit Rappenstuten ergaben ein Fuchsfüllen und ein Rappenfüllen. (In der Kreuzung von $a a B b C C \times a a B b C C$ dürfen in der Tat nur schwarze und fuchsrote Nachkommen im Zahlenverhältnis von 3 : 1 auftreten.)

c) Nach fünf Kreuzungen von schwarz Artald mit Fuchsstuten traten auf: 2 braune, 1 schwarzes und 2 Fuchsfüllen. Dieses Resultat widerspricht der theoretischen Erwartung insofern, als braune Nachkommen bei dieser Kreuzung nicht auftreten dürften.

Es lassen sich also alle Resultate der Kreuzungen von den nämlichen MENDELSchen Gesichtspunkten aus, die WILSON, gestützt auf sein großes, englisches Pferdmaterial, gewann, ganz ungezwungen erklären, mit Ausnahme des Resultates der zuletzt erwähnten Kreuzung von Schwarz

und Fuchsröt, wo unter fünf Nachkommen zwei Braune auftraten, die theoretisch nicht auftreten sollten.

Es ist auffallend, daß die Schwierigkeiten ja auch bei den WILSONschen Erhebungen so oft von der schwarzen Farbe herrühren. Wir erinnern uns dabei daran, daß tatsächlich in den Gestütbüchern Tiere als Rappen aufgeführt werden, die in Wirklichkeit tiefschwarzbraune Pferde (mit mehr oder weniger Braun an der Nase) sind. Alle Autoritäten geben an, daß die Unterscheidung von Tiefschwarzbraun und Reinschwarz oft sehr schwer ist. Tiefschwarzbraun verhält sich aber hierarchisch wie Braun, ist also der rein schwarzen Farbe (beim Pferde) übergeordnet.

Gleichzeitig mit JAMES WILSON in Irland und MAX MÜLLER in Deutschland hat in den Vereinigten Staaten von Amerika A. H. Sturtevant jr. (1910) von der Columbia University Zuchtbücher konsultiert, um HURSTS Ermittlungen über die Erbliehkeitsverhältnisse der Haarfarbe beim Pferde nachzuprüfen und womöglich zu ergänzen. STURTEVANT benutzte WALLACES „Year Book of Trotting and Pacing“ und WALLACES „American Trotting Register“. Beides sind offizielle Veröffentlichungen. HURST hatte über mehrere Punkte, so über die schwarze und die Grauschimmelfarbe und das Dauerschimmelhaar („roan“) nicht ins Klare kommen können, da 95% der in den Zuchtbüchern verzeichneten englischen Vollblutpferde entweder dunkelbraun, oder hellbraun („bay“) oder fuchsröt („chestnut“) sind. Das amerikanische Pferdmaterial, auf das sich die STURTEVANTSche Untersuchung bezieht, das mit dem englischen Vollblutpferde verwandte, gewöhnliche „Trotting and Pacing Horse“ oder „Harness Horse“ (ein gewöhnliches Gebrauchspferd) zeigt die Farbenvarietäten in dem folgenden Zahlenverhältnis: 53% hellbraun („bay“), 13% schwarz, 15% braun, 14% fuchsröt, 3% grauschimmelfarbig, 2% „roan“, 1% falb. STURTEVANT bestätigt zunächst, wie MAX MÜLLER und JAMES WILSON, das HURSTSche Ergebnis, daß Braun (Dunkelbraun und Hellbraun) über Fuchsröt dominiert. Er kommt im übrigen, freilich auf nicht immer ganz einwandfreiem Wege, zu ganz ähnlichen Ergebnissen wie WILSON, wie aus der folgenden Zusammenfassung hervorgeht.

Nach STURTEVANT werden die Farbenvarietäten durch folgende fünf Faktoren bedingt:

1. Ein Faktor für das Fuchsröt *C*. Dieser Faktor scheint bei allen amerikanischen „trotting and pacing horses“ homozygotisch vorzukommen. Er ist hypostatisch zu allen anderen Farbfaktoren.
2. Ein Faktor für Schwarz *B* (bei STURTEVANT *H*), *b* Fehlen desselben.
3. Ein Faktor für Hellbraun („bay“) *A* (bei STURTEVANT *B*), *a* Fehlen desselben.
4. Ein Faktor für Grauschimmelfarbe *D* (bei STURTEVANT *G*), *d* Fehlen desselben.
5. Ein Faktor für Dauerschimmelfarbe („roan“) *E* (bei STURTEVANT *R*), *e* Fehlen desselben.

D und *E* unterdrücken *A* (Braun), wenn dieses vorkommt, es ist aber noch unklar, ob das Vorkommen von *A* für die Manifestation von *D* und *E* unerlässlich ist. Das Verhältnis der beiden Formen von Braun zueinander ist noch unklar. Unklar erscheint mir auch STURTEVANTS „Theorie“ über diese Farbe: „Dunkelbraun („brown“) ist eine Farbe zwischen Schwarz und Hellbraun („bay“) und geht in diese beiden über. Es scheint, daß Dunkelbraun gewöhnlich heterozygotisch ist, Formel *C B A a*, daß aber auch Hellbraun oft heterozygotisch ist und daß Dunkelbraun gelegentlich dem einen so gut wie dem anderen der beiden folgenden homozygotischen Typen entsprechen kann, *C B A A* oder *C B a a*. Das legt den Gedanken nahe, daß die Grenzlinie zwischen Hellbraun („bay“) und Schwarz irgendwo in der Nähe der Grenze zwischen Dunkelbraun und Schwarz gezogen werden sollte. Das augenscheinliche Resultat dieser Komplikation ist das Zustandekommen einer beträchtlichen Konfusion in den Zahlenverhältnissen der beiden Farben. Es ist klar, daß, abgesehen von dieser Komplikation und dem Auftreten einiger fuchsröten Tiere, der Faktor für Hellbraun („bay“) so wirken wird, wie wenn er ein gewöhnlicher über Schwarz dominanter Faktor wäre.“

In welcher Weise STURTEVANT die Zuchtbuchmaterialien bearbeitet hat, müssen wir durch einige Beispiele darlegen.

Die erste Tabelle enthält eine Liste von 16 hellbraunen, dunkelbraunen, schwarzen und roanfarbigen Beschälhengsten, von denen die Farbe, wie auch, was ganz in der Ordnung ist, die Farbe

ihrer Eltern („sires“ und „dams“) angegeben wird. Sodann gibt die Tabelle für jeden Beschälhengst die Zahl der Füllen nach Farben geordnet an, die er gezeugt hat. So zeugte z. B. der Rapphengst „Director“ (Vater dunkelbraun, Mutter hellbraun) 15 hellbraune, 35 schwarze, 19 dunkelbraune, 1 fuchsrotes, 2 grauschimmlige und 2 roanfarbige Füllen, im ganzen 74. Mit was für Stuten, mit Stuten von welcher Farbe aber diese verschiedenen Füllen gezeugt worden sind, wird hier nicht angegeben (auch in manchen anderen Tabellen nicht). Die Liste verzeichnet im ganzen 896 Füllen, die von den 16 Beschälern gezeugt worden sind, darunter im ganzen bloß zwei Fuchsfüllen. Alle diese Beschäler werden als Tiere betrachtet, die mit Bezug auf den schwarzen Faktor homozygotisch sind.

Die zweite Tabelle verzeichnet das Resultat von 69 Paarungen von Fuchshengsten mit Fuchsstuten, die in den Zuchtbüchern verzeichnet sind. Alle 69 Füllen sind Fuchse.

Die dritte Tabelle verzeichnet das Resultat von 121 Paarungen von hellbraunen, schwarzen, dunkelbraunen und grauschimmelhaarigen Beschälern, die nach STURTEVANT heterozygotisch sind, mit Fuchsstuten. Es ergaben sich 65 fuchsrote und 56 andersfarbige Füllen.

In einer anderen Tabelle werden 82 Füllen verzeichnet, deren beide Eltern schwarz waren. Es finden sich darunter 68 schwarze, 8 dunkelbraune, 4 hellbraune und 2 fuchsrote.

Wir müssen uns mit diesen Angaben begnügen. Die Unsicherheit der Methoden und Ergebnisse lassen es nicht gerechtfertigt erscheinen, auf die übrigen Tabellen näher einzugehen. In den meisten Fällen wird, wie erwähnt, die Farbe der Mutterstuten vernachlässigt.

Über die Vererbung der Farben und anderer Merkmale beim Pferde haben seit 1909 der englische Tierarzt **J. B. Robertson** (in englischer Sprache) und **Robert Bunsow** (vorwiegend in deutscher Sprache) zum Teil ausführliche Abhandlungen veröffentlicht. Sie stützen sich auf einläßliche Recherchen in den bekannten englischen Stutbüchern (hauptsächlich dem „General Stud Book of Race Horses“). Wir nennen ROBERTSON und BUNSOW stets zusammen, weil die Abhandlungen des letzteren, der Hauptsache nach, fast wörtliche Übersetzungen derjenigen des ersteren sind. BUNSOW beruft sich dabei öfter auf die Autorität ROBERTSONS, ohne jedoch dessen Schriften zu zitieren. Beide Autoren sind sehr angesehene Spezialisten auf den Gebieten des Pferdesports und der Pferdezucht. Beide sind mit der MENDELSchen Lehre vertraut und sind Anhänger derselben. Sie sind eifrig bestrebt, ihre Kreise auf die große Bedeutung derselben aufmerksam zu machen und manchen hergebrachten Aberglauben zu bekämpfen. Wir halten uns hauptsächlich an BUNSOWS zusammenfassende Schrift „Vollblutzucht und Biologie“ 1910.

A. Paarung von Füchsen mit Füchsen.

Die Verf. bestätigen, daß Fuchse mit Füchsen gepaart, immer nur Fuchse geben, und daß die stets homozygotisch einheitliche Fuchsfarbe (auch Mähne, Schwanz und Beine haben bekanntlich die Fuchsfarbe) allen anderen Farben und Zeichnungen untergeordnet (daß sie komplett rezessiv) ist. Die Ausnahmen (solche dürfen nicht vorkommen) sind nur scheinbar und beruhen auf Irrtümern. Die Verf. machen auf die Unsicherheit derjenigen Registrierungen aufmerksam, die sich nur auf frischgeborene Fohlen beziehen.

B. Kreuzung von Braunen mit Füchsen.

Es hat sich herausgestellt, daß Braun mit seinen verschiedenen Nuancen zu der Fuchsfärbung epistatisch ist. Das Resultat der Kreuzung hängt somit davon

ab, ob der braune Elter mit Bezug auf Braun homo- oder heterozygotisch (rein oder unrein) ist. Im ersteren Falle müssen bei der Kreuzung mit Füchsen lauter heterozygotisch braune Fohlen entstehen. Das Vorkommen solcher homozygotisch brauner Pferde ist nach den Verff. erwiesen. Im letzteren Falle müssen in der Nachkommenschaft durchschnittlich gleichviel heterozygotisch braune und fuchsfarbige Tiere auftreten.

Für die letztere Erscheinung wird hauptsächlich der offenbar heterozygotisch braune Hengst Persimmon angeführt. Er deckte in den letzten 6 Jahren (vor 1910) 52 Fuchsstuten. Danach fielen 57 Fohlen, wovon 32 Füchse und 25 Braune. (Theoretische Erwartung 28,5 : 28,5.) Ein offenbar auch heterozygotisch brauner Bruder von Persimmon, Florizel II, zeugte bis zum Jahre 1908 mit Fuchsstuten 67 Fohlen, nämlich 29 Füchse und 38 Braune. (Theoretische Erwartung 33,5 : 33,5.)

C. Paarung von Braunen untereinander.

Es sind drei Fälle möglich, welche sich, wenn nur die Färbungen Fuchsrot und Braun in Frage kommen, in folgender Weise darstellen lassen.

1. Hengst und Stute sind beide homozygotisch (rein) braun. Dann müssen nur braune und zwar nur homozygotisch (rein) braune Fohlen fallen.

2. Der eine der Eltern ist homozygotisch und der andere heterozygotisch braun. Dann muß die eine Hälfte der Nachkommen heterozygotisch braun und die andere fuchsfarbig ausfallen.

3. Beide Eltern sind heterozygotisch braun. Die Nachkommenschaft muß dann aus Braunen (wovon $\frac{2}{3}$ Heterozygoten) und Füchsen im Zahlenverhältnis 3 : 1 bestehen.

Der oben zitierte braune Hengst Persimmon, der sich bei Kreuzung mit Füchsen als heterozygotisch erwiesen hat, deckte in den letzten 6 Jahren (vor 1910) im ganzen 99 braune Stuten und zeugte 99 Nachkommen, von welchen 78 braun und 21 fuchsfarbig waren. Unter der Annahme, daß alle braunen Mutterstuten Heterozygoten waren, wäre das theoretisch erwartete Zahlenverhältnis 74,25 braune und 24,75 fuchsfarbige Fohlen. Wahrscheinlich waren vereinzelte Mutterstuten homozygotisch braun.

D. Die Schimmelfarbe.

J. B. ROBERTSON (1909/10) unterscheidet, wie in England üblich, „grey“ und „roan“. „Grey“ ist die übliche englische, allgemeine Bezeichnung für veränderliche Schimmelfarbe. „Roan“ entspricht wohl unserer Rot- und Blauschimmelfarbe. Ich gebrauche die Bezeichnungen Grauschimmel- und Dauerschimmelfarbe. ROBERTSON sagt, daß die Haut bei Grauschimmel-Vollblutpferden im allgemeinen schwarz, bei den Dauerschimmeln hingegen fast pigmentlos ist. Durch das Studium des „General Studbook“ ist er zu folgender Auffassung von den Erbliehkeitsverhältnissen der Schimmelfarbe gelangt.

Die Grauschimmel und die Dauerschimmel enthalten zwei allelomorphe Faktoren, einen Hemmungsfaktor der vollen Ausbildung des Pigments im Haarleid und einen Faktor für volle Ausbildung desselben. Keiner der beiden Faktoren dominiert über den anderen. Wenn also ein Grauschimmel gekreuzt wird mit einem schwarzen, dunkelbraunen, hellbraunen oder fuchsröten Pferde, so können mit der gleichen Wahrscheinlichkeit Grau- oder Dauerschimmel, wie vollfarbige Füllen fallen.

In der von ROBERTSON mitgeteilten Statistik werden unter 143 Nachkommen 72 Grau- und Dauerschimmel und 71 ein- und reinfarbige Pferde erwähnt. (Dieses Resultat muß man jetzt, wo man weiß, daß die Schimmelfarbe epistatisch ist, so deuten, daß die elterlichen Schimmel Heterozygoten waren. A. L.) ROBERTSONS Artikel vom Jahre 1912 war mir unzugänglich.

BUNSOW (1910, 1911), dessen Angaben sonst immer vollständig mit denen ROBERTSONS übereinstimmen, gelangt hinsichtlich der Schimmelfarbe zu einer abweichenden Ansicht.

Veranlassung dazu, die Erbliehkeitsverhältnisse der Schimmelfarbe etwas genauer von neueren Gesichtspunkten aus zu studieren, gab der 1908 nach dem Tode seines Vaters geborene Schimmelhengst Postumus. Sein Vater war der „bestbekannte, reinbraune (d. h. homozygotisch braune) Vollbluthengst St. Simon, der an Individualpotenz und Durchschlagskraft das rücksichtsloseste Vaterpferd der Neuzeit war“. Seine sämtlichen Nachkommen waren alle braun, bis auf den letzten Sohn, eben den Schimmelhengst Postumus.

Die Erklärung, die sich bald ergab, ist eine einfache. Es stellte sich mit großer Sicherheit heraus, „daß die Schimmelfarbe beim Pferde über alle anderen Farben dominiert“, d. h. über dieselben epistatisch ist.

Die Mutter von Postumus nun, Pontoon, war eine heterozygotische Schimmelstute, so daß die Erzeugung eines Schimmelfohlens aus der Paarung mit dem rezessivfarbigen, braunen Hengst St. Simon leicht erklärlich ist. St. Simon hatte eben früher nur braune oder mit Bezug auf Braun rezessivfarbige Stuten gedeckt. Stammbuchnachforschung ergab, daß Postumus mütterlicherseits aus einer ununterbrochenen Folge von fünf Generationen heterozygotischer Schimmelstuten stammt, die von braunen Vätern und heterozygotischen Schimmelmüttern gezeugt worden waren, was deutlich den epistatischen Charakter der Schimmelfarbe demonstriert.

Daß die Schimmelfarbe dominant ist, geht auch aus der Tatsache hervor, daß Schimmel mit Schimmeln nicht immer Schimmel erzeugen.

BUNSOW erwähnt noch eine andere heterozygotische Schimmelstute (Top Hané), welche, von homozygotisch braunen Hengsten gedeckt, bald braune, bald Schimmelfohlen hervorbrachte.

Auch der Nachweis wurde erbracht, daß es reine, homozygotische Schimmel gibt. BUNSOW zitiert Mitteilungen des Gestütsinspektors **Thomann**, nach welchen der in Celle (Lüneburg) stehende Araber-Schimmelhengst Amurath etwa 600 Stuten aller Farben gedeckt hat und seine Nachkommen ohne Ausnahme Schimmel sind. Es ist demnach sicher, daß Amurath homozygotisch und daß die Schimmelfarbe zu allen anderen epistatisch ist. Ein heterozygotischer Halbbruder von Amurath zeugte mit braunen Stuten zum Teil braune, zum Teil schimmelfarbige Nachkommen.

A. H. Sturtevant hat 1912 seine früheren Studien und Ergebnisse über die Vererbung der Pferdefarben zum Teil durch neue Ermittlungen, zum Teil durch kritische Vergleichung mit den von HARPER (1905) und JAMES WILSON (1910) veröffentlichten Arbeiten nachgeprüft, rektifiziert und ergänzt.

Er glaubt immer noch, daran festhalten zu können, daß „brown“ und „bay“ nicht scharf unterschieden sind, daß sie nicht auf besonderen Faktoren beruhen, daß vielmehr „brown“ nur ein dunkles „bay“ ist. Doch gibt er zu, die Wahrscheinlichkeit habe zugenommen, daß „brown“ dominant sei. Es seien aber noch andere Erklärungen möglich, so z. B., daß „bay“ ein verdünntes, abgeschwächtes „brown“ sei.

STURTEVANT gibt jetzt auch zu, daß Braun („brown“ + „bay“) auch homozygotisch vorkommt, doch häufiger heterozygotisch. Es wäre nun interessant, zu erfahren, ob die heterozygotischen „bays“ dunkler sind als die homozygotischen. Braun ist epistatisch zu Schwarz.

Es bestätigt sich, daß die Schimmelfarbe zu allen Vollfarben epistatisch ist und daß sie in der Regel heterozygotisch vorkommt. Die Angabe, daß zwei Nichtschimmel 50% Schimmel zeugten, hat sich als irrtümlich herausgestellt.

Die Wahrscheinlichkeit hat zugenommen, daß die Roanfärbung (Dauerfarbe der Rot-, Braun- und Blauschimmel) zu der gewöhnlichen Grauschimmelfärbung epistatisch ist.

STURTEVANT ist in der Lage, Mitteilungen über eine Familie weißer Pferde zu machen, die er Mr. W. P. NEWELL verdankt. Es handelt sich um echt weiße Pferde, nicht um weiß gewordene, altersgraue Schimmel.

Die Haarfarbe ist weiß oder rötlich-weiß („pink“), gewöhnlich mit wenigen dunklen Tüpfeln. Einige haben sehr viele dunkle Flecken. CASTLE hält dementsprechend diese weißen Pferde für eine extreme Fleckzeichnung, welche über die gewöhnlichen Farben dominiert. Die reichlich gefleckten haben gewöhnlich einige wenige dunkle Streifen an den Hufen. Sonst sind die Hufe fast regelmäßig weiß. Diejenigen Pferde, welche dunkle Tüpfel im Pelz haben, haben gewöhnlich weiße, sogenannte Glasaugen; bei den anderen dagegen sind die Augen dunkel. Von einem in seinem Besitze befindlichen, ungefähr jährigen Hengstfüllen sagt NEWELL, daß es rein weiß sei, nicht einen farbigen Fleck, nicht ein farbiges Haar besitze und Glasaugen habe. Die Erscheinung dieses Füllens ist also fast die eines Albinos. Nichtsdestoweniger gehört sein Vater zu den dunkeläugigen, etwas gefleckten Weißen und die Mutter ist ein brauner Traber. Da Glasaugen nicht ganz selten bei farbigen Pferden vorkommen, so erscheint es STURTEVANT wahrscheinlich, daß der scheinbare, weißäugige Albino in Wirklichkeit ein Extrem der Fleckzeichnung ist, zu der sich als ganz unabhängiges Merkmal das Glasauge gesellt. Nach NEWELL besteht die Nachkommenschaft aus der Kreuzung von Weiß mit Farbig, ungefähr zur Hälfte aus Weißen und zur Hälfte aus Farbigen. Er berichtet nur über drei Paarungen von Weiß \times Weiß, welche ein weißes, ein Roanfüllen und ein Grauschimmelfüllen ergaben.“

Danach scheint der weiße Faktor an der epistatischen Spitze der Reihe der Farbfaktoren zu stehen. Doch ist die Sache noch unsicher.

Zusammenfassend ist folgendes nach der Ansicht STURTEVANTS die Hierarchie der Farbfaktoren:

Fuchsfarbig und Gelb $<$ Schwarz $<$ Braun („bay“ und „brown“) $<$ Grauschimmelfarbig $<$ Dauerschimmelig („roan“) $<$ Weiß.

James Wilson beschäftigt sich in seiner neuesten Arbeit (1912) eingehend mit der Stellung der falben Farbe „dun“ in der Hierarchie der Pferdefarben. Unter „dun“ ist offenbar die falbe oder Isabella-Farbe bei schwarzer Mähne und schwarzem Schwanzhaar verstanden. Der Sicherheit halber wollen wir die englische Bezeichnung „dun“ beibehalten. Die Erblichkeitsverhältnisse der Dunfärbung zu ermitteln, sei deshalb besonders wichtig, weil sie seit langem fast allgemein als eine atavistische Färbung gelte, die in der Nachkommenschaft von Eltern von beliebiger Färbung auftreten könne und besonders häufig mit Streifung verbunden sei.

Bei dieser Gelegenheit bemerkt WILSON, daß nach eigenem Augenschein in AGASSES Gemälden die Farbe der beiden berühmten Hengstfüllen von Lord MORTON nicht „dun“, sondern ein gewöhnliches „bay“ ist. (Vergl. S. 179 ff.)

In der Abhandlung von 1910 hat WILSON das Verhalten der Dunfarbe nur ganz beiläufig, gestützt auf wenige Fälle, erwähnt. Jetzt ist er in der Lage, die Resultate ausgedehnter Nachforschungen mitzuteilen, die er in den Shetland-, Clydesdale-Hackney-Polo and Riding Pony- und Thoroughbred

Stud-Books angestellt hat. In den Gestütbüchern der Suffolks, Yorkshire Bays and Coach Horses und Shires fehlen die Falben fast ganz. Auch sonst kommen sie sehr spärlich vor, und es war nicht möglich, den Fall eines Dunstammelters mit zahlreicher erster Nachkommengeneration zu ermitteln. Das alles hängt damit zusammen, daß die Dunfärbung in England in allen Zuchten ganz unbeliebt ist. Als Hauptquelle diene der erste Band des „Thoroughbred Stud-Book“, 5. Auflage, 1891, welche die zahlreichsten und zuverlässigsten Eintragungen über „dun“ enthält. WILSON macht neuerdings auf die verschiedenen Unzuverlässigkeiten der Gestütbücher aufmerksam, soweit sie sich auf die Bezeichnungen der Farben beziehen. Am unsichersten sind die Eintragungen über das Schimmelhaar, wegen der mit dem Alter stark wechselnden Färbung. Sodann ist es bis zur Stunde nicht gelungen, „bay“ und „brown“ scharf auseinander zu halten. Auch die Angaben über „dun“ sind sehr unzuverlässig. „Dun“ wird nicht selten mit „bay“ und „chestnut“ verwechselt und es finden sich schwer zu verwertende Bezeichnungen wie „cream or dun“, „dun cream“, „cream dun“, „chestnut cream“, „cream chestnut“ usw. Da es als ganz sicher gelten kann, daß Fuchsfarbe komplett hypostatisch, daß Schwarz zu Braun hypostatisch ist und Schimmelfarbe über alle diese drei Farben dominiert, so lassen sich viele augenscheinliche Irrtümer in den Gestütbüchern mit größter Wahrscheinlichkeit richtig stellen, wobei manches Rätselhafte sich aufhellt.

WILSON veröffentlicht einen vollständigen Auszug aus dem „Thoroughbred Stud-Book“, soweit die Dunfarbe in Betracht kommt. Das ganze Material (3 Nachkommengenerationen) stammt mit einer Ausnahme von einer einzigen Stammutter, Silverlocks, ab (90 Individuen). Die Ausnahme wird von 11 Nachkommen eines wahrscheinlich homozygotisch falben Hengstes (Gower Dun Barb) gebildet. Silverlocks ist als fuchsfarbig eingetragen. Aller Wahrscheinlichkeit nach war sie „dun“.

Eine sorgfältige Verwertung dieses Materials ergab, daß sehr wahrscheinlich „dun“ (Falb) über „bay“ (Hellbraun) dominiert und, wie a fortiori zu erwarten war, über „Fuchsfarbe“.

Für die Entscheidung der Frage nach der gegenseitigen Stellung der Dunfarbe und der Grauschimmelfärbung („gray“) gewann WILSON die sicherste Auskunft aus dem „Polo and Riding Pony Stud-Book“, in dessen 11 Bänden 50 Paarungen von dunfarbigen Eltern mit Nichtschimmelfarben verzeichnet sind, ohne daß ein einziges Schimmelfüllen gezeugt worden wäre, während aus 35 Paarungen von Falben mit Schimmeln in der Nachkommenschaft 10 Schimmelfohlen notiert sind. Von den 35 Nachkommen waren 1 fuchsfarbig, 3 schwarz, 1 braun, 15 „dun“ und 10 schimmelfarbig. WILSON berichtet ferner über folgenden sehr beweisenden Fall von Clare Island an der Westküste von Mayo. Ein Dunpony-Zuchthengst, welcher dort ein Jahr stationierte, hinterließ 50 Füllen, unter welchen nur ein einziger Schimmel war, dieser aus der Paarung des väterlichen „dun“-farbigen Hengstes mit einer Schimmelstute. WILSON zitiert noch andere isolierte Fälle, die er in Erfahrung gebracht.

Alle Befunde sprechen dafür, daß Schimmelfärbung über „dun“-Färbung dominiert.

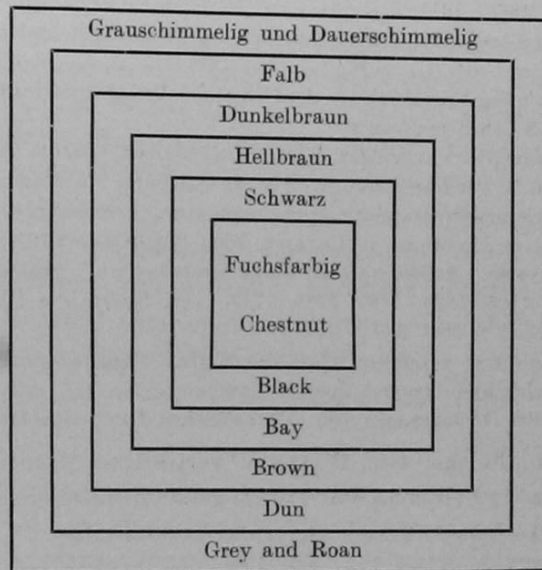
Und nun die Stellung von „dun“ zu Dunkelbraun („brown“). Hierüber erhielt WILSON wiederum die am meisten beweiskräftige Auskunft vom Clare Island.

Seit 1895 hält dort das „Department of Agriculture“ einen Pony-Beschäler. Es wurden unter anderen drei „dun“-Hengste hingeschickt, von denen der erste, Oscar, 1901—1903, der zweite, Norseman, 1904—1906, der dritte, Conn, 1908 dort stationierte. Nach ganz zuverlässigen, auf verschiedene Weise auf ihre Glaubhaftigkeit geprüften Erkundigungen waren alle von den beiden ersten Zuchthengsten (mit fast ausschließlich braunen Stuten) gezeugten Füllen ohne Ausnahme dunfarbig. Von den Kindern des dritten Beschälers waren ca. $\frac{3}{4}$ „dun“, die anderen dunkelbraun oder rötlich-hellbraun („bright red, a reddish bay“). Nur ein von einer Schimmelstute geborenes Füllen war schimmelfarbig.

Es geht hieraus hervor, daß auf Clare Island zwei homozygotisch dunfarbige Beschäler standen, deren ganze Nachkommenschaft, es müssen ungefähr 300 Pferde

gewesen sein, dunfarbig war. Die Dunfarbe ist somit nicht nur dominant über Braun, sondern auch über die anderen auf der Insel vorkommenden Farben.

Zum Schlusse bespricht WILSON eine Reihe von wirklichen oder scheinbaren Ausnahmefällen von den von ihm aufgestellten Regeln der Stellung von „dun“ in der Hierarchie der Pferdefarben, welche er durch das nachstehende Schema erläutert, das keiner weiteren Erklärung bedarf.



Ad. R. Walther (Biologische Versuchsanstalt Wien) hat neuerdings (1911, 1912) wiederholt, zuletzt zusammenfassend in einem verdienstlichen kleinen Buche „Beiträge zur Kenntnis der Vererbung der Pferdefarben“ über die Resultate ebenso umfangreicher wie sorgfältiger Erhebungen auf diesem immer noch kontroversen Gebiete berichtet. WALTHER verwertete folgendes Stammbuchmaterial:

1. Gedruckte Stutbücher:

- a) Stutbuch des Königlich Preußischen Hauptgestüts Trakehnen. Berlin, Parey. 1 Bd., bearbeitet von FRENTZEL, 1878; 2. Bd., bearbeitet von v. OETTINGEN, 1901; 3. Bd., bearbeitet von demselben 1910.
- b) Stutbuch des Königlich Preußischen Hauptgestüts Beberbeck. Berlin, Mittler & Sohn. 1. Bd., bearbeitet von v. OETTINGEN 1905; 2. Bd., bearbeitet von MIECKLEY 1905.
- c) Westdeutsches Stutbuch für edles Halbblut. Herausgegeben von der westpreußischen Stutbuch-Gesellschaft. 4. Bd. 1910. Verlag der Landwirtschaftskammer Danzig.
- d) Allgemeines Gestütbuch. Herausgegeben von C. H. VÖGLER, Berlin, Selbstverlag und Kommissionsverlag, A. ASHER & Co. 1. Bd. 1847; 2. Bd. 1852; 3. Bd. 1856.
- e) Halbblut-Gestüt-Buch des Königlich Preußischen Hauptgestüts Graditz. Bearbeitet von Graf S. LEHNDORFF. 1. Bd. Berlin, PAUL PAREY, 1911.
- f) Rheinisches Pferde-Stammbuch. Bonn, CARL GEORGI. 1. Bd. 1895. Nachtrag 1907; 2. Bd. daselbst 1899; 3. Bd. daselbst 1902.
- g) Westfälisches Pferde-Stammbuch. Bonn, Selbstverlag der Züchtervereinigung. Münster, 1. Bd. 1908; 2. Bd. 1910.
- h) Hannoversches Stutbuch. 4. Bd. Herausgegeben von der Stutbuch-Kommission. Hannover, M. und H. SCHAPER, 1910.

i) Gestütbuch der zwölf Pinzgauer Pferdezeit-Genossenschaften im Herzogtum Salzburg. Bearbeitet von KARL SCHOSSEITNER. 1. Bd. R. HOLZER, St. Johann 1903; 2. Bd. R. und H. HITSCHMANN, Wien 1906.

k) Das k. k. Hofgestüt zu Lippiza 1580—1880. Als Manuskript gedruckt, Wien 1880. Herausgegeben vom Oberstallmeisteramt.

2. Handschriftliche Zuchtlisten:

a) K. k. Hofgestüt Kladub in Böhmen. 1. Jahresberichte von den Jahren 1768, 1770—1780. 2. Gestütbücher von ca. 1865—1911.

b) K. k. Hofgestüt Lippiza bei Triest. Auszüge, ca. 1100 Pferde umfassend, aus der Zeit von 1820—1875.

c) Auszüge, die Isabellen betreffend, aus der Urliste des Leibgestüts des Kurfürsten von Hessen-Kassel, die Zeit von 1813—1876 umfassend.

d) Drei Gestütbücher des ehemaligen fürsterzbischöflichen Gestüts zu Salzburg. Das eine von 1786 im Besitz des k. k. Landesregierungsarchivs zu Salzburg; die beiden anderen von 1762 und 1792 im Besitz des städtischen Museums Carolino-Augustum zu Salzburg.

e) K. k. Hofgestüt zu Halbthurn in Ungarn: Zwei Gestütbücher, die Jahre 1718—1726, bezüglich 1726—1734 umfassend. Außerdem noch die Jahresberichte (= genaue Auszüge aus den Gestütbüchern) vom Jahre 1725, 1733—1737, 1739, 1743. (Im Besitze des Oberstallmeisteramtes zu Wien.)

f) 15 Nachkommen einer getigerten Stute der Wirtschaftspferdezucht zu Babolna (Ungarn). Mitteilungen des Stutbuchführers Tierarzt JOSEPH BABIK.

g) Angaben über die Nachkommen von ostpreußischen Landbeschälern.

Im ganzen umfaßt das von WALTHER verwertete Material schätzungsweise 70 000 Pferde; davon sind etwa 13 000 einzeln genauer untersucht. Die 61 Tabellen, die WALTHER beifügt, beziehen sich auf rund 5000 Pferde.

In besonnener Weise gibt sich WALTHER Rechenschaft über den Grad der wissenschaftlichen Zuverlässigkeit, mit der Stammbücher und Gestütregister verwertet werden können. Er zeigt z. B., wie ein und dasselbe Material in bezug auf Zuverlässigkeit oft ganz verschieden ist, je nach der Natur der gerade auf ihr Verhalten bei der Vererbung zu untersuchenden Eigenschaften. So kommen Irrtümer in der Eintragung eines Pferdes als gescheckt oder nicht gescheckt wohl nie vor, weil über diese in die Augen springende Eigenschaft schon vom ersten Augenblick an kein Zweifel bestehen kann. Im Gegensatz dazu ist es häufig ganz unmöglich, zu entscheiden, ob ein neugeborenes Fohlen im erwachsenen Zustande dunkelbraun oder Rappe sein wird, und die Schimmelzeichnung tritt in ihren ersten Anfängen häufig erst mit einem Jahre und unter Umständen noch später auf. Deshalb sind gerade die Angaben über die Farbe von Fohlen, die starben, ehe sie ein Alter von einem Jahr erreichten, nur mit großer Vorsicht zu verwerten. Sobald die Tiere aber einmal ein Alter erreichen, in welchem sie gebrauchsfähig werden, ist meist die Möglichkeit geboten, die Richtigkeit der bei der Geburt eingetragenen Farbe zu prüfen an den Angaben, die bei der Einstellung dieser Tiere als Wagenpferde oder als Mutterstuten oder bei ihrem Verkauf gemacht werden. Die Einrichtung mancher Gestüte ermöglicht so eine zweimalige, selbst dreimalige Nachprüfung.

Als ein sicheres Resultat seiner Stammbuchforschung bezeichnet WALTHER schon in der Einleitung, daß beim Pferde jeder der genauer untersuchten Farbenfaktoren über sein Allelomorph

vollständig dominiert, die Allelomorpha Braunzeichnung-Rappzeichnung wahrscheinlich ausgenommen. Die Heterozygoten Xx sehen also in allen Fällen, äußerlich betrachtet, genau so aus, wie die Homozygoten XX . WALTHER hat dementsprechend sein Hauptaugenmerk auf das Resultat der Rückkreuzungen dominantmerkmaliger Heterozygoten (Xx) mit rezessivmerkmaligen und eo ipso homozygotischen Tieren (xx) gerichtet.

WALTHER wendet sich in einer Anmerkung gegen die Presence- und Absence-Theorie, deren Bedeutung er wohl nicht genügend erfaßt. Wie wir übrigens gleich erfahren werden, kommt es bei fast allen von ihm selbst eingeführten Paaren von Allelomorpha tatsächlich doch auf die Gegenüberstellung des Vorkommens eines Faktors und seines Fehlens hinaus. Wo dies nicht der Fall ist, handelt es sich entweder um noch nicht genügend aufgeklärte Verhältnisse oder um eine unrichtige Interpretation, die geradezu eine Korrektur durch die Anwendung der Methode der vorhandenen und fehlenden Faktoren verlangt.

Wir geben zunächst eine Zusammenstellung der Faktorenpaare, zu deren Aufstellung WALTHER infolge seiner Stutbuchforschung gelangt ist und bemerken, daß er die Frage der Abzeichen vorläufig ganz außer Spiel läßt.

Tabelle

der WALTHERschen Faktorenpaare der Farbe und Zeichnung beim Pferde,
Die mit großen Buchstaben bezeichneten Faktoren dominieren.

1. Paar. (Grundpigment).	A. Gelbes Grundpigment. Isabelle oder Hermelin. Isabelle aux crins blancs. Cream-colour.	a. Rotes Grundpigment. Fuchs. Alezan. Chestnut.
2. Paar. (Epistatisch zu 1).	B. Schwarzes Pigment. Macht aus Isabelle Falb. (Isabelle aux crins noirs, Dun) und aus Fuchsrot Braun (Bai, Bay and Brown).	b. Fehlen des schwarzen Pigmentes.
3. Paar.	C. Braunzeichnung. (dominant?, unvollständig dominant?). Das schwarze Pigment tritt den Körper nur teilweise bedeckend auf.	c. Rappzeichnung. Das schwarze Pigment tritt den Körper völlig bedeckend auf.
4. Paar. (Epistatisch zu 1 und 2).	D. Schimmelzeichnung. Auf pigmentierter Haut stehen zwischen den pigmentierten Haaren untermischt weiße Haare.	d. Fehlen der Schimmelzeichnung, d. h. der weißen Haare.
5. Paar. (Epistatisch zu 1, 2 und 3).	E. Scheckzeichnung. Stellenweise auf unpigmentierter Haut unpigmentierte Haare.	e. Fehlen der Scheckzeichnung. Solche unpigmentierte Haut- und Pelzstellen fehlen.
6. Paar. (Epistatisch zu 1, 2 und 3).	F. Schabrackenscheckung. Tigerung.	f. Fehlen der Schabrackenscheckung oder Tigerung.

Wir gehen zur Berichterstattung über die einzelnen Faktorenpaare nach WALTHER über.

Erstes Faktorenpaar. A und a , gelbes und rotes (fuchs-
rotes) Grundpigment.

Etwas irreleitend ist die einleitende Bemerkung von WALTHER, daß es sich bei dieser Gruppe von Paarlingen um Grundfarben handelt, die jedem Pferde zukommen. Tatsächlich scheint nämlich nur das fuchsrote Grundpigment überall vorhanden zu sein. Das dominante gelbe Grundpigment kann aber fehlen. Wie sollten sonst Füchse überhaupt vorkommen! Da aber das hypostatische (komplett rezessive) Fuchsrot überall homozygotisch vorkommt, so gehört es zum nicht analysierten, genotypischen Grundstock des Pferdes, und man weiß keineswegs, ob es auf einem unabhängigen, selbständigen Erbfaktor beruht. Erst wenn eine Sippe bekannt würde, etwa infolge einer Mutation, in welcher das Fuchsrot fehlen würde, könnten geeignete Kreuzungsanalysen den Nachweis erbringen, daß es sich um ein mendelndes Gen handelt. Korrekterweise wird man auch für den Faktor A die Methode der positiven und negativen Gene in Anwendung bringen und sagen:

A ist das Gen für Gelb (Isabelle), a ist das Fehlen dieses Gens. Fehlt A , so tritt die hypostatische, zum nicht analysierten, genotypischen Grundstock gehörende, fuchsrote Grundfarbe zutage.

Homozygotisch gelbe Pferde (AA) müssen also mit Füchsen (aa) gekreuzt, lauter gelbe Pferde erzeugen.

Gelbe Pferde (Isabellen) sind im allgemeinen selten. Bei seinen Stutbuchnachforschungen fand WALTHER nur drei höchstwahrscheinlich homozygotisch gelbe Stuten, deren beide Eltern und ein großer Teil ihrer weiteren Ahnen Isabellen waren. Mit roten Hengsten (Braunen und Füchsen) gepaart, zeugten sie 15 Nachkommen, von denen 13 gelbes Grundpigment zeigten. Die zwei anderen sind unsicher.

Heterozygotisch gelbe Pferde (Aa) müssen, mit roten (aa) gekreuzt, gelbe und rote Fohlen in durchschnittlich gleicher Zahl hervorbringen.

Über diese Kreuzung konnte WALTHER ein viel größeres Material aus verschiedenen Gestüten zusammenstellen. Wir können nur das Gesamtergebnis mitteilen. Unter 124 Nachkommen aus einer solchen Kreuzung waren 111 gelb und 113 rot. Theoretische Erwartung 112 : 112.

Wenn die fuchsrote Farbe komplett rezessiv (aa) bzw. hypostatisch ist, so dürfen Füchse mit Füchsen gepaart ($aa \times aa$) niemals etwas anderes als Füchse erzeugen.

Wie wir wissen, ist schon HURST und sind seitdem alle anderen in Betracht kommenden Autoren zu diesem Resultate gelangt. Nach WALTHER entspricht es auch den Erfahrungen von CRAMPE (1887) und JENSEN (1904/05). Auch WALTHER bestätigt es durchaus. Er sagt, daß es bisher noch nicht gelungen sei, einen einzigen sicheren Fall ausfindig zu machen, in dem zwei Füchse andere als Fuchsnachkommen hatten. Alle angeblichen „Ausnahmen“ erwiesen sich als Fehler. WALTHER hebt besonders hervor, daß im 3. Bande des Stutbuches von Trakehnen, welches mit Bezug auf das Pferd vielleicht die genauesten genealogischen Listen überhaupt enthalte, keine einzige Ausnahme aufzufinden ist, obschon über 1000 Füllen angeführt werden, deren beide Eltern Füchse waren.

Zweites Faktorenpaar. B und b . Schwarzes Pigment und Fehlen desselben.

Der Faktor B bezieht sich nach WALTHER bloß auf das Auftreten von schwarzem Pigment überhaupt, keineswegs aber auf dessen Verteilung. WALTHER schaltet auch ausdrücklich solche Fälle aus, in denen bei Füchsen geringe Mengen von schwarzem Pigment in den Langhaaren (und nur in diesen) vorkommen. Über deren erbliche Bedeutung kann er keine Angaben machen. Dies Pigment beruhe wohl auf anderen Faktoren als dem Faktor B . Der positive Faktor B für schwarzes Pigment (der natürlich über sein Fehlen dominiert) ist, wie wir wissen, schon von HURST nachgewiesen worden. Er kommt bei den Braunen (Dunkelbraunen) und den Rappen vor. BB scheint sich äußerlich von Bb nicht zu unterscheiden.

Wenn diese Voraussetzungen richtig sind, so dürfen bei der Paarung von homozygotisch schwarzen Pferden, Braunen oder Rappen (BB) mit Füchsen ($aabb$) keine Füchse, sondern nur Braune und Rappen, d. h. Pferde mit schwarzem Pigment entstehen.

Die von WALTHER gesammelten Materialien zeigen, daß in verschiedenen Gestüten, aus der Kreuzung von BB -Hengsten mit bb -Fuchsstuten im ganzen 93 Fohlen hervorgegangen sind, alle 93 mit schwarzem Pigment.

Braune oder Rappen, die heterozygotisch mit Bezug auf das schwarze Pigment sind (Bb), müssen, gekreuzt mit Füchsen (bb), Nachkommen mit und solche ohne schwarzes Pigment ergeben.

WALTHER hat in vier Tabellen die Resultate seiner Nachforschungen über den Verlauf solcher Kreuzungen zusammengestellt. Er konstatierte bei insgesamt 313 Fohlen 159 mit und 154 ohne schwarzes Pigment. Theoretische Erwartung 156,5 : 156,5.

Braune und Rappen mit heterozygotischem Schwarz (Bb) müssen untereinander gekreuzt ($Bb \times Bb$) in der Nachkommenschaft Pferde mit und solche ohne schwarzes Pigment im Verhältnis von 3 : 1 ergeben.

Zusammenfassend findet WALTHER unter 465 Nachkommen aus der Kreuzungszucht solcher Heterozygoten 327 mit und 138 ohne schwarzes Pigment. Theoretische Erwartung 348,75 und 116,25. Ein kleiner Überschuß der Pferde ohne schwarzes Pigment war wegen gewisser Fehlerquellen zu erwarten.

Isabellen, d. h. gelbe Pferde ohne jede schwarze Pigmentation der Haare ($Aabb$ oder $AAbb$), müssen bei der Paarung mit Isabellen Fohlen ohne schwarzes Pigment hervorbringen.

WALTHER kann im ganzen genau 200 Fohlen nachweisen, die der Kreuzung Isabelle \times Isabelle entstammen. Sie waren sämtlich Isabellen. (Danach waren die elterlichen Paarungen entweder $AAbb \times AAbb$ oder $AAbb \times Aabb$. A. L.)

Es handelt sich für WALTHER „nur noch darum, den Beweis dafür zu führen, daß sich das schwarze Pigment, auch in der Form der Braunzeichnung, unabhängig von der Grundfarbe — sei sie nun Gelb oder Rot — vererbt“.

Hier und in den folgenden Ausführungen scheint mir die WALTHERsche Formulierung nicht ganz klar und einwandfrei zu sein. Hoffentlich entschließt sich WALTHER doch noch dazu, die Methode der positiven und negativen Faktoren konsequent durchzuführen und bei jeder Kreuzung die komplette Formel anzugeben. Er wird sicher zu größerer Klarheit gelangen. Wir müssen uns inzwischen

an seine Darstellung halten, wobei wir vorläufig die Braunzeichnung, die nach WALTHER durch einen besonderen Lokalisationsfaktor C bedingt wird (Fehlen desselben cc , Rappzeichnung), außer Spiel lassen.

Als Beweis verwendet WALTHER zunächst CRAMPESCHE Beobachtungen. Nach CRAMPE steht fest, daß die hellmähnigen und dunkelmähnigen Gelben nicht nur äußerlich sich den Füchsen und Braunen verwandt erweisen, sondern dies auch durch ihre Vererbung erhärten. Hellmähnige Gelbe (d. h. Isabellen, Gelbe ohne irgendwelches Schwarz, $AA bbb$ oder $Aa bbb$. A. L.) liefern nach CRAMPE, mit Füchsen ($aa bbb$. A. L.) gepaart, stets Füchse oder Gelbe und höchstens Schimmel, aber niemals Braune. — Schwarzmähnige Gelbe hingegen (d. h. Falbe, Gelbe, welche Schwarz enthalten, $AA BB$, $Aa BB$, $AA Bb$ oder $Aa Bb$. A. L.) von Füchsen gedeckt, vererben sich nach CRAMPE wie Braune, indem sie außer Gelben und Füchsen auch Braune erzeugen.

(Diese CRAMPESCHEN Kreuzungen stellen sich unter Zugrundelegung der WALTHERSCHEN Faktoren und Verwendung der Methode der positiven und negativen Gene auf die denkbar einfachste Weise wie folgt dar:

Kreuzung von Hellmähnig Gelb (Isabelle) mit Fuchsrot.

Entweder: $AA bbb \times aa bbb = Aa bbb$, Isabelle,

oder: $Aa bbb \times aa bbb = \begin{cases} 50\% Aa bbb, \text{ Isabelle,} \\ 50\% aa bbb, \text{ Fuchsrot,} \end{cases}$

Kreuzung von Dunkelmähnig Gelb (Falb) mit Fuchsrot.

Entweder: $AA BB \times aa bbb = Aa Bb$, Falb,

oder: $Aa BB \times aa bbb = \begin{cases} 50\% Aa Bb, \text{ Falb,} \\ 50\% aa Bb, \text{ Braun,} \end{cases}$

oder: $AA Bb \times aa bbb = \begin{cases} 50\% Aa Bb, \text{ Falb,} \\ 50\% Aa bb, \text{ Isabelle,} \end{cases}$

oder: $Aa Bb \times aa bbb = \begin{cases} 25\% Aa Bb, \text{ Falb,} \\ 25\% Aa bb, \text{ Isabelle,} \\ 25\% aa Bb, \text{ Braun,} \\ 25\% aa bb, \text{ Fuchsrot. A. L.} \end{cases}$

WALTHER selbst fügt als Beweise noch einige weitere Tatsachen hinzu.

1. Aus der Kreuzung zweier Rappen können gelbe Nachkommen entstehen. Die Formel für die Rappen enthält mindestens ein A und ein B , stets cc . Sie kann also lauten $Aa Bbcc$. Aus der Kreuzung von Rappen von der Konstitution $Aa Bbcc$ müssen also gelegentlich auch gelbe (isabelle) Nachkommen entstehen: $Aa bbbcc$, $Aa bbbcc$.

2. WALTHER zitiert drei Falbe (gelbe mit lokalisiertem schwarzem Pigment ABC), die aus der Kreuzung von Isabelle (Hermelin) mit Braun entstanden sind. Sie müssen also, sagt er, ihre gelbe Pigmentierung von dem gelben Elter, die teilweise Schwarzpigmentierung von dem braunen Elter ererbt haben, die sich bei ihnen dann zu der Färbung „Falb“ vereinigten.

(Die Formulierung wäre folgende:

1. Ohne Rücksichtnahme auf den Faktor C , z. B.:

Isabelle $AA bbb \times$ Braun $aa BB =$ Falb $Aa Bb$.

2. Mit Rücksichtnahme auf den Faktor C , z. B.:

Isabelle $AA bbb CC \times$ Braun $aa BB CC =$ Falb $Aa Bb CC$. A. L.)

Zum Schluß sucht WALTHER noch den Beweis zu erbringen, „daß das schwarze Pigment weder zu Rot noch zu Gelb in den Beziehungen eines Paarlings steht“ und findet ihn in der Nachkommenschaft des Rapphengstes Neapolitano, dessen Stammbaum er vorführt und dem er die Erbformel $Aa Bbcc$ zuschreibt.

Aus den Kreuzungen dieses Rapphengstes mit braunen Stuten (mit dem roten Grundfaktor) entstanden 29 Füllen, von welchen 9 Rappen, 7 mit gelbem Grundpigment (*A*) und 13 ohne dasselbe (*a*), d. h. mit rotem Grundpigment waren. WALTHER schließt daraus, daß Neapolitano sowohl den Faktor für Gelb, wie für Rot, also sowohl *A* wie *a* geführt hat. (Wir sagen, daß der Rapphengst mit Bezug auf *A* heterozygotisch gewesen ist und können den Verlauf dieser Kreuzungen mit einiger Wahrscheinlichkeit annähernd formulieren, wenn wir annehmen, daß die braunen Stuten die Formel *a a B B C c* [vielleicht teilweise auch *a a B B C C*, *a a B b C C*, *a a B b C c*] besaßen.

Kreuzung des Rapphengstes Neapolitano mit braunen Stuten.

$$\begin{array}{ccc}
 A a B b c c & \times & a a B B C c \\
 \text{Gameten: } \left. \begin{array}{l} A B c \\ A b c \\ a B c \\ a b c \end{array} \right\} & \times & \left\{ \begin{array}{l} a B C \\ a B c \end{array} \right.
 \end{array}$$

- F*₁-Generation: 1. *A a B B C c*, Falb (mit gelber Grundfarbe).
 2. *A a B b C c*, Falb (mit gelber Grundfarbe).
 3. *a a B B C c*, Braun (mit zutage tretender roter Grundfarbe).
 4. *a a B b C c*, Braun (mit zutage tretender roter Grundfarbe).
 5. *A a B B c c*, Einheitlich schwarz, Rappzeichnung,
 6. *A a B b c c*, Einheitlich schwarz, Rappzeichnung.
 7. *a a B B c c*, ? einheitlich schwarz?
 8. *a a B b c c*, ? einheitlich schwarz?

Für die Beurteilung des Aussehens von *a a B B c c* und *a a B b c c* finde ich bei WALTHER keine Anhaltspunkte. A. L.)

Drittes Faktorenpaar. *C* und *c*. Braunzeichnung und Rappzeichnung.

Dieses Faktorenpaar im Sinne WALTHERS beeinflusst die Ausdehnung, in welcher der Faktor *B* für schwarzes Pigment zur Geltung kommt. Der Faktor *C* ist ein Lokalisationsfaktor, ein „Restriction Factor“, welcher die Entfaltung des schwarzen Pigmentes auf Schweif, Mähne und die Unterfüße und eventuell einen Teil des Rumpfes beschränkt. Fehlt dieser Lokalisationsfaktor homozygotisch (*c c*), so bildet sich das schwarze Pigment am ganzen Körper, es entsteht die Rappzeichnung. Auch der Faktor *C* ist nach WALTHER ganz selbständig und unabhängig. Er kann auch dann vorkommen, wenn *B* fehlt, z. B. bei Isabellen und Füchsen. Nur ist dann äußerlich nicht ersichtlich, ob er vorkommt oder fehlt. Durch geeignete Kreuzungsversuche, nämlich durch Kombination mit dem Faktor *B* für schwarzes Pigment, könnte sein Vorkommen oder Fehlen zu jeder Zeit nachgewiesen werden.

Was alles WALTHER unter „Braunzeichnung“ subsumiert, darüber vermag ich mich leider nicht genau zu orientieren. Ich vermute, daß für ihn nach dem Jargon der Züchter alle diejenigen Pferde „braungezeichnet“ sind, deren Leib fuchsrot oder in irgendeiner Nuance braun, von hellbraun bis schwarzbraun, ist, wenn nur Mähne, Schweif und Füße schwarz sind. Für den gewöhnlichen Sterblichen ist es schwer verständlich, daß die Pferdezüchter gewohnt sein sollen, alle Grade der schwarzen Pigmentierung (sic), von Rot und Hellbraun („bay“) bis zum dunkelsten Schwarzbraun („brown“), den vollständigen Melanismus allein ausgenommen, eben als „Braun“ zu bezeichnen. Auch nach NATHUSIUS kann der Leib hellbraun, fuchsig, rotbraun, kastanienbraun, rehbraun, goldbraun

und ähnlich sein: Bedingung für die braune Farbe ist, daß Schweif- und Mähnenhaar und womöglich auch der untere Teil der Beine schwarz sind.

Die Braunzeichnung C ist nach WALTHER dominant über die Rappzeichnung c , doch scheine diese Dominanz eine unvollständige zu sein.

Es ist nun, sagt WALTHER, zunächst zu beweisen, daß es braune Pferde gibt, nämlich die homozygotisch braunen CC , welche mit Rappen cc gepaart, ausnahmslos braune Fohlen erzeugen (Cc).

WALTHER weist aus den Stutbüchern in der Tat 11 braune Hengste nach, welche, mit Rappstuten gepaart, lauter braune Fohlen zeugten, 200 der Zahl nach.

Weiterhin mußte nachgewiesen werden können, daß unter Umständen aus der Paarung von zwei braunen Pferden Rappen hervorgehen, nämlich dann, wenn beide Eltern Heterozygoten sind (Cc). Denn $Cc \times Cc = 25\% CC$ (Braun), $50\% Cc$ (Braun) und $25\% cc$ Rappzeichnung.

WALTHER ermittelte sechs braune Hengste, die mit 75 verschiedenen braunen Stuten gepaart auch Rappen zeugten. Aus diesen Kreuzungen notierte er im ganzen 204 Fohlen, wovon 111 Braune, 66 Rappen und 27 Fuchse. Theoretische Erwartung für die Braunen und Rappen 132,75 : 44,25.

Sodann ist nachzuweisen, daß zwei Rappen miteinander gepaart wohl gelegentlich Pferde ohne schwarzes Pigment erzeugen können, daß aber alle diejenigen ihrer Nachkommen, die schwarzes Pigment führen, immer Rappen, niemals Braune sind. Rappen können in der Tat die Formel $Bbcc$ haben, $Bbcc \times Bbcc$ gibt aber $25\% BBcc$ (Rappen) + $50\% Bbcc$ (Rappen) + $25\% bbcc$ (ohne schwarzes Pigment).

WALTHER fand in der Tat im 3. Bande des Trakehner Stutbuches Angaben über die Resultate der Paarung von 33 Rapphengsten mit 174 verschiedenen Rappstuten, aus denen hervorgeht, daß 506 Fohlen Rappen und 68 Fuchse waren. Zwei scheinbare Ausnahmen (es sind 2 Braune Fohlen notiert) haben sich als auf Irrtum beruhend erwiesen. Im Material aus Beberbeck sind 36 Nachkommen von 5 Rapphengsten und 12 Rappstuten verzeichnet, von denen 34 als Rappen und 2 als Fuchse bezeichnet sind. Unter dem Material des alten Trakehnerstammes (CRAMPE 1888) sind im ganzen 261 Nachkommen aus der Paarung von Rapphengsten mit Rappstuten registriert, wovon 2 als Schimmel, 257 als Rappen und 2 als Fuchse verzeichnet sind. Das Material von Halbthurn weist aus der Paarung von Rappe mit Rappe 58 Nachkommen, wovon 55 Rappen, 1 Schimmel und 2 Fuchse, auf. Alle abweichenden Angaben (z. B. STURTEVANT) über das Auftreten von braunen Füllen, die von zwei Rappen abstammen sollen, hält WALTHER unter eingehender Begründung für irrtümlich.

Bei der Kreuzung heterozygotisch brauner Hengste (Cc) mit Rappstuten (cc) sind, wenn die Hypothese von der genotypischen Konstitution richtig ist, Braune und Rappen im Zahlenverhältnis 1 : 1 zu erwarten.

Die WALTHERschen Tabellen weisen im ganzen 435 Nachkommen aus solchen Kreuzungen nach, wovon 211 Braune und 224 Rappen. Theoretische Erwartung 217,5 : 217,5.

Was nun die Frage der unvollständigen Dominanz von C über c betrifft, so wirft WALTHER die Frage auf, ob sie vielleicht die verschiedenen Nüancen erklären könne, in denen Braun auftritt, so daß etwa CC hellbraun wäre und Cc dunkel- oder schwarzbraun. Annäherung an den STURTEVANTSchen Gedanken, daß „brown“ (Dunkelbraun) eine heterozygotische Farbe ist. Die Frage läßt sich zurzeit noch

nicht entscheiden. Immerhin teilt er eine Reihe von Ermittlungen mit, die seiner Ansicht nach keinen Zweifel darüber lassen, daß an dieser Ansicht „etwas ist“.

WALTHER sucht auch durch Erforschung der ihm zur Verfügung stehenden, großen Stutbuchmaterialien zu beweisen, daß C unabhängig von B vorkommt, daß es z. B. bei Füchsen ($a a b b$) vorkommen kann (wir können sagen kryptomer $A. L.$), ohne freilich sich in der Erscheinung bemerkbar zu machen. (Für Isabelle, $A A b b$ oder $A a b b$ war der Nachweis mangels an Material unmöglich.) Es muß drei Biotypen des fuchsfarbigten Phänotypus geben, je nachdem C homozygotisch ($C C$), heterozygotisch ($C c$) oder gar nicht vorkommt ($c c$). Kreuzung mit Rappen ($c c$) muß ihre Existenz nachweisen.

Kreuzung von Rappstuten ($B B c c$ oder $B b c c$) mit Fuchshengsten, die offenbar die Formel $b b C C$ haben und Kreuzung dieser Hengste ($b b C C$) mit braunen Stuten ($B C$). Es dürfen keine Rappen ($c c$) auftreten.

Bei der ersteren Kreuzung ermittelte WALTHER 47 Nachkommen von drei $b b C C$ -Fuchshengsten. Von diesen waren 45 Braune und 2 Füchse. Kein Rappe. Dieselben drei Fuchshengste zeugten, mit braunen Stuten gekreuzt, 61 Nachkommen, wovon 44 Braune und 17 Füchse. Kein Rappe.

Füchse, die C heterozygotisch führen ($a a b b C c$) müssen mit $B B c c$ -Rappen gekreuzt, Braune und Rappen im Zahlenverhältnis 1 : 1 hervorbringen.

WALTHER ermittelte einen solchen Fall, wo bei einer solchen Kreuzung drei Braune und drei Rappen entstanden.

Nachweis, daß bei Füchsen der Faktor C vollständig fehlen kann ($b b c c$). $c c$ -Füchse, mit Rappen gekreuzt ($B B c c$ oder $B b c c$), dürfen keine Braune produzieren.

WALTHER ermittelte eine Kreuzung von Rapphengst mit Fuchsstute, deren beide Eltern Rappen waren, nach welcher unter vier Nachkommen 3 Rappen und 1 Fuchs auftraten.

$b b c c$ -Füchse mit $B B C c$ -Braunen gepaart, müssen 50% Braune und 50% Rappen hervorbringen. Dagegen müssen aus der Paarung von Füchsen ($b b c c$) mit doppelt heterozygotischen Braunen ($B b C c$) Braune, Rappen und Füchse im Zahlenverhältnis 1 : 1 : 2 entstehen.

WALTHER ermittelte Kreuzungen von $c c$ -Fuchsstuten mit $C c$ -braunen Hengsten, welche unter 11 Nachkommen 3 Braune, 6 Rappen und 2 Füchse ergaben. Bei der Kreuzung eines $C C$ -braunen Hengstes mit $b b c c$ -Fuchsstuten werden in einem Falle als Resultat 2 Braune und 1 Fuchs notiert. Der $C C$ -braune Hengst war offenbar mit Bezug auf B heterozygotisch. Weitere Nachforschungen über das Resultat der Kreuzung von $c c$ -Füchsen (deren beide Eltern Rappen waren) mit Rappen führten zu keinen sicheren Ergebnissen, indem in der Nachkommenschaft neben einer Majorität von Rappen und einer Minorität von Füchsen immer auch Braune auftraten, was nicht der Fall sein dürfte.

Viertes Faktorenpaar. D und d . Schimmelzeichnung (Leukotrichie) und ihr Fehlen.

Charakteristik der Schimmelung nach WALTHER. Es treten größere Mengen unpigmentierter Haare auf stets pigmentiert bleibender Haut, mehr oder weniger regelmäßig über den größten Teil des Körpers zwischen die pigmentierten Haare verteilt, auf. Beim neugeborenen Fohlen kommen sie höchstens andeutungsweise vor. Die Schimmelung tritt erst im Laufe der weiteren Entwicklung des Tieres, mit dem Abstoßen des Fohlenhaares beginnend, auf und kann bis zum nahezu

völligen Verlust aller pigmentierten Haare bei älteren Schimmeln führen. In dieser allmählichen Entwicklung liegt eine unangenehme Fehlerquelle bei der Benutzung der Stutbücher. Man unterscheidet die eigentlichen Schimmel (gray or white horses, chevaux gris ou blancs) und die Rot- und Blauschimmel (roan, rouans). Bei den ersteren ist die Verteilung der weißen Haare eine ungleichmäßige, fleckige. Bei den letzteren sind pigmentierte und pigmentlose Haare sehr viel inniger gemischt, und die so entstehende Mischfarbe macht einen viel einheitlicheren, nicht fleckigen Eindruck. Wir haben beide Schimmelformen als Grauschimmel und Dauerschimmel unterschieden.

WALTHERS Stutbuchforschungen führen ihn zu der Ansicht, daß der Faktor für Schimmelung (Leukotrichie), D , über die einheitliche volle Färbung am ganzen Körper, d , reinlich dominant ist. Er erbringt dafür wiederum eine Reihe von Beweisen.

1. Es gibt Schimmel, die, mit Nichtschimmeln gepaart, ausschließlich Schimmel hervorbringen ($DD \times dd$).

Hierher gehört offenbar ein von zwei Schimmeln abstammender Schimmelhengst („Amurath“, Celle), welcher mit Nichtschimmelstuten ohne Ausnahme Schimmelfohlen zeugte, im ganzen 600 Exemplare (vgl. THOMANN, S. 760). Ferner: 2 offenbar homozygotische Schimmelstuten (DD) aus dem Material Beberbeck, I. Bd., brachten nach Deckung mit Nichtschimmelhengsten unter 30 Fohlen 29 Schimmel (18 + 11) hervor. Ein Nachkomme ist unsicher. Und: 4 braune Halbbluthengste zeugten mit Stuten des Kladruber Schimmelschlags spanisch-italienischer Abkunft, die in Farbenreinzucht gezogen waren, im ganzen 62 Fohlen (12 + 5 + 10 + 35), lauter Schimmel. Schließlich: Der Rotschimmelhengst „Zigeuner“ (Westfäl. Pferdestammbuch, I. Bd.) zeugte mit Nichtschimmelstuten 47 Fohlen, wovon 46 Schimmel und nur 1 Fuchs, der sehr früh starb.

2. Entsprechend der Formelentwicklung $Dd \times Dd = 25\% DD$ (Schimmel) + $50\% Dd$ (Schimmel) + $25\% dd$ (Nichtschimmel) können bei Paarung von Schimmeln untereinander, wenn beide Eltern heterozygotisch sind, auch Nichtschimmel entstehen.

Wir begnügen uns, den Fall des braunen Nichtschimmelhengstes „Neapolitano-Gratia“ zu zitieren, dessen beide Eltern Schimmel waren. WALTHER legt besonders Gewicht auf diesen Resurgenten, weil er ein treffliches Beispiel der reinen Spaltung bei der Gametenbildung ist. Er ist rein dd . Mit 22 Nichtschimmelstuten zeugte er bis anhin (im Hofgestüt Kladrub) 28 Fohlen, lauter Nichtschimmel.

3. Heterozygotische Schimmel (Dd) müssen mit Nichtschimmeln (dd) gepaart Schimmel und Nichtschimmel im durchschnittlichen Zahlenverhältnis von 1 : 1 hervorbringen.

Hierfür stellt WALTHER in drei Tabellen ein großes Material zusammen. Drei Dd -Rotschimmelhengste zeugten mit Nichtschimmelstuten im ganzen 76 Fohlen, worunter 37 Schimmel und 39 Nichtschimmel. Theoretisches Zahlenverhältnis 38 : 38. Trakehner (II. Bd.) Nichtschimmelhengste zeugten mit ebensolchen Dd -Schimmelstuten im ganzen 229 Fohlen, wovon 108 Schimmel und 121 Nichtschimmel. Davon starben früh 23 Schimmel und 35 Nichtschimmel. Die etwas starke Abweichung vom theoretischen Zahlenverhältnis (114,5 : 114,5) wird dadurch erklärt, daß unter den frühzeitig gestorbenen „Nichtschimmeln“ offenbar solche waren, bei denen sich die Schimmelung noch nicht entwickelt hatte. Der Dd -Schimmelhengst „Grey-Momus“ (von einem Fuchshengste aus einer Schimmelstute) zeugte mit Nichtschimmelstuten im ganzen 56 Nachkommen, wovon 25 Schimmel und 31 Nichtschimmel. Theoretisches Zahlenverhältnis 28 : 28.

4. Wenn man Nichtschimmel (*d d*) miteinander paart, so dürfen nie Schimmel entstehen.

WALTHER zitiert beispielsweise aus der ersten Zeit der Trakehner Zucht nur 5 Ausnahmen von dieser Regel, die sich nicht weiter kontrollieren lassen. Im 2. und 3. Bande finden sich keine solchen Ausnahmen mehr.

WALTHER diskutiert auch die Frage der Stichelhaarigkeit, die er für noch ungelöst hält. Wahrscheinlich handle es sich um einen besonderen Faktor für Stichelhaarigkeit.

Er ist auch nicht in der Lage, über das Verhältnis der eigentlichen Schimmel (unserer Grauschimmel) zu den Rot- oder Blauschimmeln (unseren Dauerschimmeln) bestimmte Angaben zu machen. Wahrscheinlich trete zu dem *D*-Faktor für Schimmelung noch ein besonderer Faktor für Verteilung der weißen Haare hinzu.

Fünftes Faktorenpaar. *E* und *e*. Plattenscheckung (Leukodermie, Fig. 185—187) und Nichtscheckung.

Es gibt beim Pferde zwei Hauptformen von Scheckung. Die gewöhnliche, die uns hier zunächst interessiert, ist die Plattenscheckung, farbige Platten auf weißem Grunde (Fig.

185—187). Die weißen Platten sind nach bestimmten Zentren am Körper verteilt, die in ihrer Lage im allgemeinen den von CASTLE beim Meer-schweinchen beschriebenen entsprechen:

1. an den Seitenflächen des Kopfes,
2. an der Vorderbrust,
3. am Widerrist,
4. etwas vor und unterhalb des Hüfthöckers,
5. an der Schwanzwurzel.

Die Platten 1., 2. und 5.

verschmelzen gewöhnlich mit denen der Gegenseite zu einheitlichen Platten. Auch die einer Seite können ineinander übergehen, so daß unpigmentierte Hautstellen nur noch als schmale Bänder übrig bleiben. Wenn auch diese schwinden, so entsteht der sogenannte „weißgeborene Schimmel“ (besser weißgeborener Scheck) mit vollständig weißer Haut und schwarzen Augen (früher in Frederiksborg in Dänemark und in Herrenhausen bei Hannover gezüchtet).

Die Scheckung *E* ist beim Pferde dominant über die Nichtscheckung (Einfarbigkeit). Doch lassen sich die verschiedenen

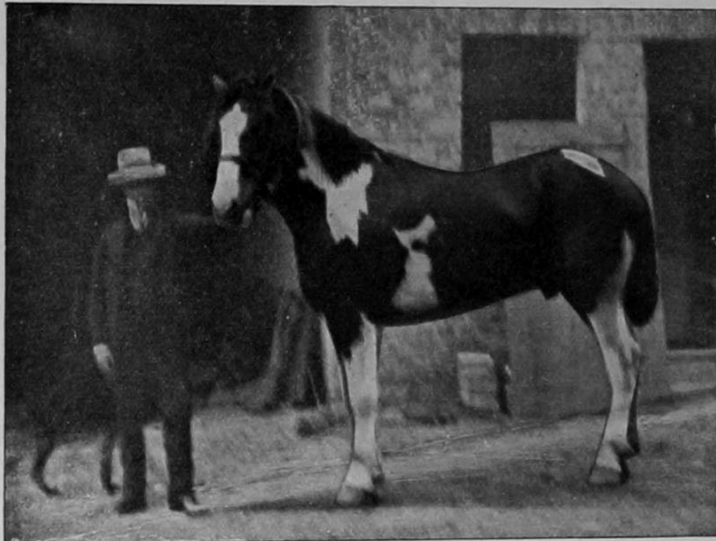


Fig. 185.

Grade der Scheckung nicht ohne die Annahme besonderer Faktoren erklären,

über die aber WALTHER noch nicht in der Lage ist, Genaueres mitzuteilen. Zumindest entstehen sie nicht als die Zwischenstufen derjenigen Grade von Scheckung, die ihre Eltern besaßen.

WALTHER kennt Scheckstuten, die der Kreuzung eines ungescheckten, braunen Hengstes mit Scheckstuten entstammen und bei denen die unpigmentierten Hautstellen noch wesentlich ausgedehnter sind als selbst bei ihrer Mutter.

Für die Dominanz der Plattenscheckung über Einfarbigkeit kann WALTHER wegen der großen Seltenheit der gescheckten Pferde nur wenige sichere Belege beibringen, die sich auf die Kreuzungen Ee mit ee und ee mit ee beziehen.

1. Gescheckte Pferde Ee , mit ungescheckten ee gekreuzt, müssen im Durchschnitt gescheckte und ungescheckte in gleicher Zahl liefern.

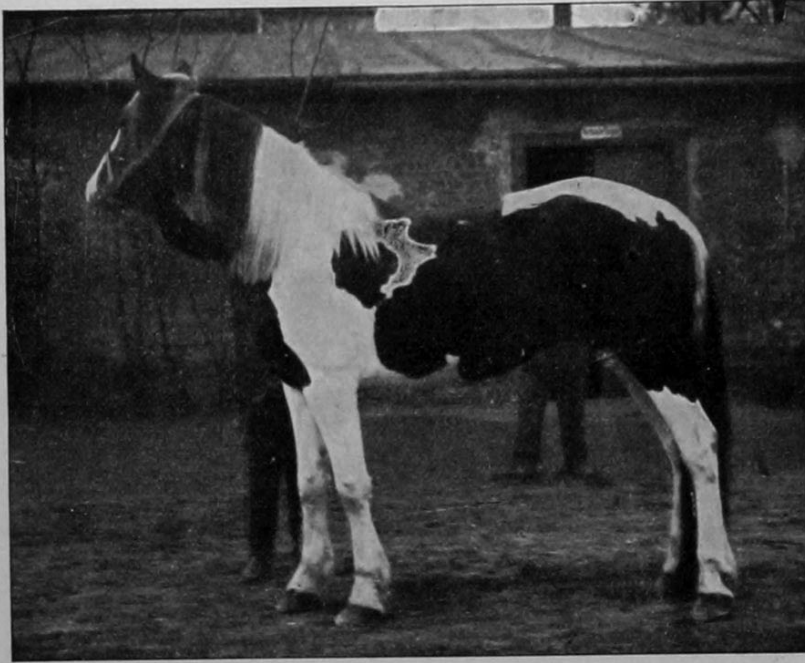


Fig. 186.

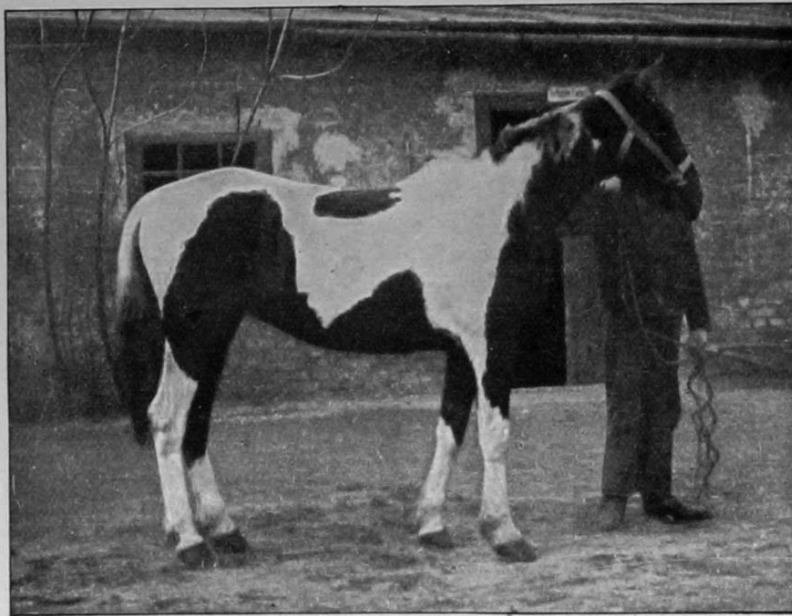


Fig. 187.

Fig. 185—187. Pferde mit verschiedenen Graden der Scheckung (Plattenscheckung). Aus AD. R. WALTHER. 1912.

Hierüber stellt WALTHER folgende Erhebungen zusammen:

	Gescheckte Nachkommen	Ungescheckte Nachkommen
Material von Lippiza.	28	21
Westpreußisches Stutbuch	13	13
Material Trakehnen. III. Bd.	11	9
Salzburger Gestüt	10	16
Material Trakehnen. I. Bd.	25	26
Total	87	85
Theoretische Erwartung	86	86
Dazu das alte Material (1717—1743) aus Halbthurn	22	30
Theoretische Erwartung	26	26
Neues und altes Material zusammen	109	115
Theoretische Erwartung	112	112

2. Bei Paarung ungescheckter Pferde ($c c$) untereinander dürfen keine Schecke entstehen.

WALTHER hat hierüber ein Material von mindestens 50 000 Pferden geprüft und nur drei, zudem sehr zweifelhafte Ausnahmen von der Regel gefunden, daß bei Kreuzung Einfarbiger keine Schecke entstehen.

Hinsichtlich der weißgeborenen Schecken mit schwarzen Augen ist unter anderem von Interesse, daß WALTHER Angaben gesammelt hat, wonach die Weißgeborenen durch fortgesetzte künstliche Selektion aus Schecken gezüchtet worden sind.

Wohl an die Adresse der praktischen Züchter richtet WALTHER die Mitteilung des folgenden Beispiels, das den Wert des Ahnenglaubens illustriert. Es handelt sich um die Scheckstute „Radieschen“, zurzeit in Trakehnen. Sie hat einen gescheckten Elter; unter ihren Großeltern ist ebenfalls ein geschecktes Pferd; unter ihren Urgroßeltern auch nur ein geschecktes; unter 16 Ururgroßeltern sind 2 gescheckte; und ebensoviel gescheckte sind unter ihren 32 Urururgroßeltern. Legen wir, sagt WALTHER, diese 5. Elterngeneration ($P 5$) der Berechnung zugrunde, so führt die Stute Radieschen 6,25 % „Scheck-Blut“ = Blut aus dem ursprünglichen Scheck-Stamme (wahrscheinlich wesentlich weniger). Diese Stute brachte in Trakehnen von einem nichtgescheckten Hengst (Vollblut) ein Fohlen, das also 3,125 % Scheckblut hat und dabei — Scheck ist!

Sechstes Faktorenpaar. F und f . Schabrackenscheckung und Fehlen derselben.

Die Schabrackenscheckung (Fig. 188, 189), meist Tigerung genannt, ist die zweite Hauptform der Scheckzeichnung. Sie ist ebenfalls sehr variabel und schwer genau zu charakterisieren. Besonders bezeichnend scheint eine weiße Platte auf der Kruppe und Lende (Fig. 188) zu sein, welche sich auf den Rücken und die Seitenteile der Oberschenkel ausdehnen kann. Daneben können unpigmentierte Stellen an allen möglichen anderen Orten, etwa am Bauch (besonders häufig am Schlauch und Hodensack) und (als Kröten- oder Froschmaul) am Kopf auftreten. Meist, vielleicht immer, kommen Tigerflecken, runde pigmentierte Flecken im Haarkleid auf weißer Haut hinzu, die sich mit dem Alter ändern, ja gänzlich verschwinden können. WALTHER teilt weitere Einzelheiten über die Variabilität

der Schabrackenscheckung mit, auf deren Mitteilung wir verzichten müssen. Es herrscht hier offenbar noch große Unklarheit und Unsicherheit. Die Tigerflecken

können in allen Grundfarben auftreten. Irgendwelche Gesetzmäßigkeiten für die Vererbung der Art und Verteilung der Tigerflecken, des Grades der Tigerung usw. konnte WALTHER nicht nachweisen.

WALTHER hält es für einwandfrei nachgewiesen, daß die

Schabrackenscheckung dominant ist über die Einfarbigkeit, wenn auch die zur Verfügung stehenden Mate-

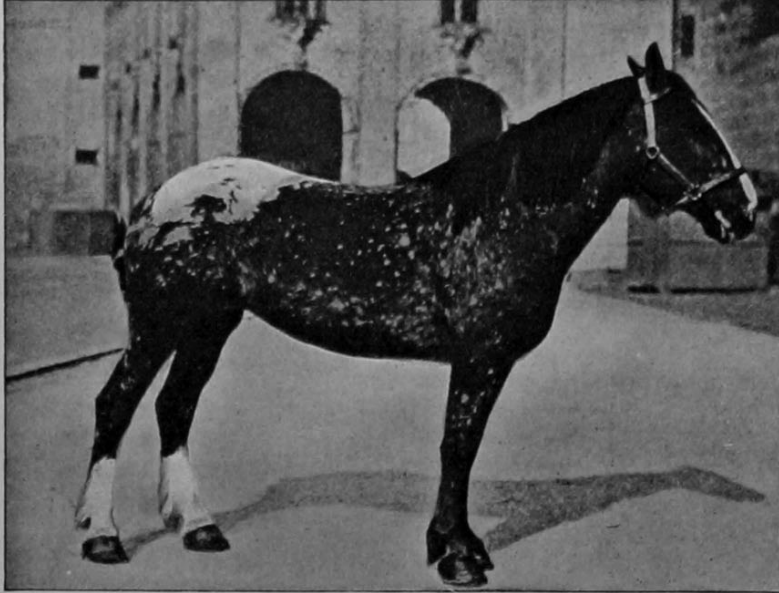


Fig. 188.

Pinzgauer Schabrackenscheck-Stute. Aus AD. R. WALTHER. 1912.

Materialien sparsam und wenig zuverlässig seien. Besonderes Gewicht legt er auf folgenden Fall:

Eine in Babolna von 1897 an zur Zucht benutzte Schabrackentiger-Stute brachte, mit un-

getigerten Hengsten gepaart, 7 Fohlen, von denen 3 getigert und 4 einfarbig waren. Diese Stammstute war offenbar heterozygotisch. Mit denselben einfarbigen Hengsten gepaart ergaben die 3 getigerten, natürlich ebenfalls heterozygotischen Töchter 6 Fohlen, wovon 4 getigert und 2 einfarbig.

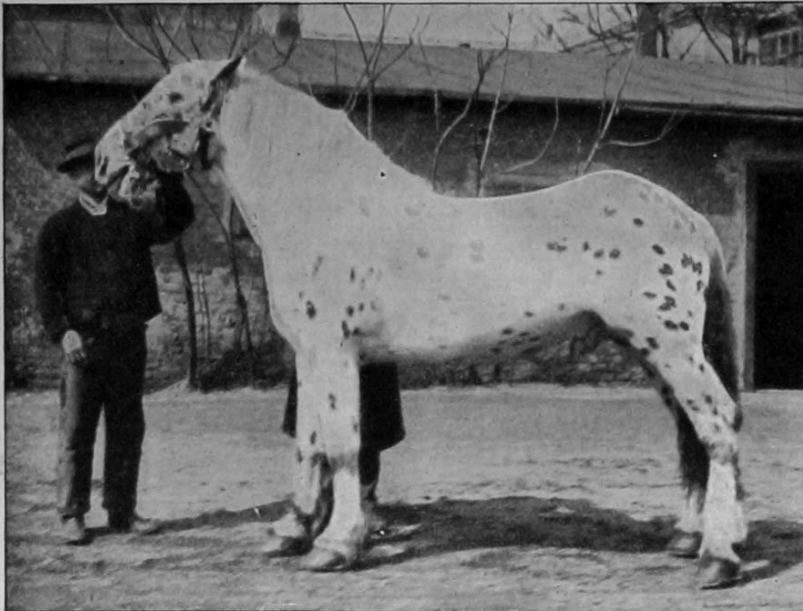


Fig. 189.

Reiner Tigerscheck-Hengst norischer Rasse, Schabrackenscheckung kombiniert mit Leukotrichie. Aus AD. R. WALTHER. 1912.

Über das Verhalten des Faktors *F* der Schabrackenscheckung zum Faktor *E* der Plattenscheckung vermag WALTHER keinerlei Angaben zu machen. (Die Selbst-

ständigkeit und die Leistungen der Faktoren *E* und *F* erscheinen demnach noch recht unsicher.)

In seinem Vortrage am vierten internationalen genetischen Kongreß in Paris 1911, publiziert 1913, macht WALTHER darauf aufmerksam (S. 499), daß alle Farbenvariationen, die heutzutage beim domestizierten Pferde vorkommen, auf dominanten, besser epistatischen Faktoren beruhen, verglichen mit der Grundfarbe des Wildpferdes; im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Nagetieren.

Es ist WALTHER nicht gelungen, für die Vererbung der weißen Abzeichen bei Kreuzungen von Pferden untereinander irgendeine Gesetzmäßigkeit nachzuweisen.

Ich will, da ich die Pferdefarben so ausführlich behandelt habe, ausnahmsweise von der sich mir noch bietenden Gelegenheit Gebrauch machen, über die eben (1913) erschienene, ganz kurze, aber sehr suggestive Abhandlung von E. N. WENTWORTH zu referieren. WENTWORTH findet, vielleicht mit Recht, daß die noch nicht beseitigten Unklarheiten und Unsicherheiten davon herrühren, daß man (mit Ausnahme von WALTHER) allzu sklavisch an dem Versuch der Einordnung der Farben in eine einfache epistatische bzw. hypostatische Reihe festgehalten hat.

WENTWORTH berichtet, merkwürdigerweise als der erste, über den mikroskopischen Befund. Er findet beim gewöhnlichen Pferde nur zwei Pigmente, welche dem roten bzw. gelben und dem schwarzen der Nager zu entsprechen scheinen und in verschiedener Ausdehnung und Konzentration vorkommen.

Interessant ist, was WENTWORTH über die wenig bekannten Duns (Falben, Isabellen) sagt. Es gibt deren drei Sorten. Das gewöhnliche „Buckskin“ mit schwarzen Extremitäten ist wahrscheinlich ein verdünntes Hellbraun („bay“), das gelbliche „dun“ ein verdünntes Fuchslot („chestnut“), und das „creme dun“ (Isabella) mit heller Mähne und Schwanz ein verdünntes Rotbraun („sorrel“) mit gelben Extremitäten.

Willkommen ist, daß WENTWORTH etwas Genaueres über den Unterschied zwischen „gray“ (gewöhnliche Schimmelfärbung) und „roan“ (Rot- und Blauschimmel) sagt. „Roan“ unterscheidet sich von „gray“ dadurch, daß die Apfeling („dappling“), die beim gewöhnlichen Schimmel meist vorhanden ist, fehlt und daß sehr viel mehr pigmentierte Haare vorkommen.

(Äpfel nennt man helle, dunkler eingefärbte, rundliche Flecke, die bei fast jeder Färbung entweder über den Körper verbreitet, oder auf einzelne Teile, wie Schulter und Kruppe, beschränkt vorkommen, ganz besonders eben bei Grauschimmeln, Fig. 184, S. 748.)

WENTWORTH bestätigt, daß „roan“ epistatisch zu allen anderen Faktoren ist und führt dafür folgende Belege an: 1. Ein belgischer Roan-Hengst zeugte mit verschiedenfarbigen Stuten in Jowa 254 Füllen, von denen 230 rot-roan (Rotschimmel) und 24 blau-roan (Blauschimmel) waren. 2. Ein zweiter belgischer Roan-Hengst, welcher zwei Jahre in der nord-westlichen Warren County, Jowa, stationierte, zeugte mit Stuten von verschiedener Farbe 112 Rotschimmel („red roans“), 7 Blauschimmel („blue roans“) und 6 Fuchse. 3. Ein dritter belgischer Roan-Hengst zeugte zur Hälfte „roans“, zur Hälfte Andersfarbige (Schimmel, Rappen, Hellbraune, Dunkelbraune, Rotbraune). Er stand in Marshall County, Ill. 4. Ein vierter belgischer Roan-Hengst zeugte in Southeast Story County, Jowa, 256 Füllen, ausschließlich Rotschimmel („red roans“).

WENTWORTH bespricht auch für sich die Farbe des Mähnen- und Schwanzhaares und glaubt, daß die gelbe zu der Fuchsfarbe rezessiv ist.

Nach WENTWORTH gehören folgende Farbennuancen „qualitativ“ zusammen (9 Gruppen):

1. Rotbraun, Fuchsrot, Leberbraun (Sorrel, Chestnut, Liver).
2. Schwarz, Mäusefarbig (Black, Mouse).
3. Hellbraun, Dunkelbraun, Blutbraun, Mahagoni, Tiefbraun (Bay, Brown, Bloodbay, Mahogany bay, Seal Brown).
4. Falb, Buckskin, Creme, Isabelle (Dun, Buckskin, Cream, Isabelline).
5. Grauschimmel, Apfelschimmel, Weiß (Gray, White).
6. Blauschimmel (Blue Roan).
7. Roanschimmel, Erdbeerschimmel, Rotschimmel (Roan, Strawberry Roan, Red Roan).
8. Scheckzeichnung, WALTHERS Schabrackenzeichnung (?), Blesse, Stern und weiße Füße (Piebald, Skewbald, Blaze and White Stockings).
9. Apfelung (Dappling).

WENTWORTH nimmt folgende Faktoren an, für die ich seine Symbole beibehalte, da der Versuch einer Identifizierung mit den Nagerfaktoren noch verfrüht wäre.

Legende der zehn WENTWORTHschen Faktoren für die
Färbung und Zeichnung der Pferderassen.

- C*, der Faktor für das rote oder gelbe Grundpigment.
H, der Faktor für das schwarze Pigment, epistatisch zu *C*.
B, ein Lokalisationsfaktor; er beschränkt die Bildung des schwarzen Pigmentes auf die Augen, die Mähne, den Schweif und den unteren Teil der Beine.
G, Faktor für gewöhnliches Schimmelhaar (Gray), ist epistatisch zu Fuchsrot, Braun und Dun, nicht zu den Faktoren *D* und *B*.
R, Faktor für Roan (Rotschimmelung, Blauschimmelung, d. h. Dauerschimmelung). Dominiert über alle anderen Pigmentfaktoren und ist von der Farbe unabhängig. Rotschimmel sind wahrscheinlich hellbraune und Blauschimmel schwarze Pferde mit dem Roanfaktor *R*.
D, Faktor für Apfelung (Dappling). Besonders beim gewöhnlichen Grauschimmel.
S, Faktor für die Abzeichen (Blesse oder Stern im Gesicht, weiße Füße).
P, Faktor für Scheckigkeit, WALTHERS Schabrackenscheckung (Piebald und Skewbald Markings).
M, Faktor für hell cremefarbiges Mähnen- und Schwanzhaar (Light creamy yellow Mane and Tail).
I, Ein dominanter Verdünnungsfaktor; *i*, intensive Pigmentierung. *I* macht schwarz zu mäusefarbig (Mouse).

Angaben über Faktorkombinationen bei Farbensippen
der Pferde.

Der Faktor *C* kommt beim Fuchs höchstens in Gesellschaft von *B* und *M* vor (wobei *B* kryptomer ist).

Die schwarze oder Rappfarbe wird durch *C* und *H* bedingt. In einzelnen Fällen tritt *D* hinzu.

Die mausgraue Farbe (Mouse) hat die Formel CHI . Es kann D in einzelnen Fällen hinzutreten.

Falb (Dun) ist CI , CBI oder $CM I$.

Hellbraun (Bay) ist CHB .

Dunkelbraun (Brown) ist $CHBD$.

Die gewöhnliche Grauschimmelfärbung (Gray) ist $CHGD$, kann auch sein CGD .

Blauschimmel führen CH und R .

Rotschimmel führen CR oder (gewöhnlich) $CHBR$.

WENTWORTH benutzte für seine Studie folgende Quellen: „The Government Gray Draft Horse Experiment at Ames“; Stammbäume und Kontrolle lebender Tiere; die Abhandlungen von STURTEVANT, WILSON und ANDERSON; einzelne Angaben der landwirtschaftlichen Presse der Vereinigten Staaten. Nach allen diesen Erhebungen stellt er folgende Übersicht der Resultate verschiedener Farbenkreuzungen beim Pferde zusammen:

WENTWORTHS Zusammenstellung der Ergebnisse von Farbenkreuzungen beim Pferde.

Kreuzungen	Nachkommenschaft						
	Rot- schimmel	Blau- schimmel	Gewönl. schimmel (Gray)	Falb (Dun)	Braun (Bay)	Schwarz	Fuchs
Rotschimmel × Rotschimmel	45	—	—	—	5	—	—
Rotschimmel × Blauschimmel	33	11	2	—	2	—	—
Rotschimmel × Grauschimmel	37	7	27	—	4	2	2
Rotschimmel × Braun	93	6	27	—	101	7	10
Rotschimmel × Schwarz	14	4	1	—	5	11	1
Rotschimmel × Fuchs	18	2	4	—	12	2	4
Blauschimmel × Blauschimmel	1	3	1	—	—	—	—
Blauschimmel × Grauschimmel	—	—	1	—	2	—	—
Blauschimmel × Braun	—	1	—	—	8	3	1
Blauschimmel × Schwarz	—	—	—	—	—	1	—
Blauschimmel × Fuchs	—	1	—	—	1	—	—
Grauschimmel × Grauschimmel	—	—	66	—	13	12	—
Grauschimmel × Falb	—	—	7	5	2	—	—
Grauschimmel × Braun	—	1?	50	—	54	6	9
Grauschimmel × Schwarz	—	—	18	5	14	20	5
Grauschimmel × Fuchs	—	—	14	—	7	2	10
Falb × Falb	—	—	—	2	1	—	1
Falb × Rot- oder Blauschimmel	1?	—	—	4	4	1	1
Falb × Schwarz	—	—	—	3	1	1	1
Falb × Fuchs	—	—	—	1	1	—	—
Braun × Braun	—	—	—	—	5723	274	672
Braun × Schwarz	—	—	—	—	1218	476	130
Braun × Fuchs	—	—	—	—	826	70	497
Schwarz × Schwarz	—	—	—	—	15?	391	41
Schwarz × Fuchs ¹⁾	—	—	—	—	135	65	108
Fuchs × Fuchs	—	—	—	—	6?	10?	1594

¹⁾ Das Ergebnis, daß bei der Kreuzung von Schwarz × Fuchs so viele Braune auftreten, hat bisher viel Kopfzerbrechen verursacht. Es wird in vollkommen befriedigender Weise erklärt, wenn

III. Korrelation der Farbe mit andern Eigenschaften. Präpotenz von Farbe, Geschlecht und Alter. Harper, J. B. Robertson und Bunsow, Hurst.

E. H. Harpers Abhandlung (1905) ist eine von den besseren Arbeiten rein statistischer Natur. HARPER hat sich anfänglich die Aufgabe gestellt, GALTON-PEARSONS Gesetz vom Ahnenerbe zu prüfen. Er stellte aber sodann folgende Fragen in den Vordergrund seiner Untersuchung: 1. Wird eine Farbe, welche in einer Zucht infolge von Zuchtwahl zugenommen hat (d. h. häufiger geworden ist), präpotent über die ursprünglich in der Zucht prädominante Farbe und in welchem Maße? 2. Übt das verschiedene Alter der Eltern einen verschiedenen Einfluß auf die Gestaltung der Nachkommenschaft aus? Existiert mit Bezug auf das Alter ein Optimum der Präpotenz? 3. Ist das eine Geschlecht präpotent über das andere?

Zur Lösung dieser Fragen hat HARPER die Register der amerikanischen und der französischen Percheron-Zuchtgesellschaften benutzt. Das schwere Percheronpferd wurde ursprünglich nur in Frankreich (in der Perche) gezüchtet. Die Tiere waren fast ausschließlich Grauschimmel. Seit längerer Zeit ist das Percheronpferd in den Vereinigten Staaten beliebt geworden. Dort wird aber die Schimmelfarbe verworfen und man zieht dunklere, vor allem schwarze Farbe und Einfarbigkeit als „besser“ vor.

HARPER hat zunächst die ganze Vorfahrenschaft von 179 registrierten Percheronpferden bis zu der urgroßelterlichen Generation aus den Registern ausgezogen und bei allen Individuen die Farbe notiert. Für die Urgroßeltern wurden fast ausschließlich die französischen Zuchtbücher, im übrigen ausschließlich oder fast ausschließlich die amerikanischen Register benutzt. Die Resultate hat HARPER in folgender Tabelle zusammengestellt:

		Urgroß- eltern	Groß- eltern	Eltern	Nach- kommen- schaft
Weiße oder Grauschimmel	Zahl der Hengste	368	140	68	♂ 34
	Zahl der Stuten	458	200	73	♀ 30
	Total	826	340	141	64
	In Prozenten	57,68	47,48	39,38	35,75
Schwarze Pferde	Zahl der Hengste	327	190	81	♂ 40
	Zahl der Stuten	198	140	93	♀ 51
	Total	525	330	174	91
	In Prozenten	36,66	46,08	48,60	50,83
Hellbraune, braune und dunkel- braune Pferde und Fuchse	Zahl der Hengste	21	28	30	♂ 9
	Zahl der Stuten	60	18	13	♀ 15
	Total	81	46	43	24
	In Prozenten	5,65	6,42	12,01	13,40
Total		1432	716	358	179

Schon eine bloße Inspektion dieser Tabelle zeigt, daß für dieses Material das GALTONsche Gesetz nicht zutreffen kann, denn es ist z. B. der Prozentsatz der Schwarzen (50,83 %) in der Nachkommenschaft größer als in der elterlichen Generation (48,60 %) und in dieser letzteren bedeutend größer

man mit WENTWORTH annehmen darf, daß sehr viele Fuchse den Lokalisationsfaktor *B* kryptomer enthalten.

als in den vorhergehenden Generationen. Nichtsdestoweniger hat HARPER berechnet, wie nach GALTONs Gesetz die Urenkelgeneration von 179 Pferden nach der Beschaffenheit der Urgroßelterngeneration zusammengesetzt sein müßte. Es sollten 74 schwarze Urenkel vorkommen, anstatt der vorhandenen 91, und 77 Schimmel anstatt 64. Es gibt auch viel zu viel braune Urenkel.

Offenbar deutet HARPER das Ergebnis ganz richtig, wenn er glaubt, daß die Zunahme der Schwarzen und Abnahme der Schimmel bei den aufeinanderfolgenden Generationen eine Folge der Zuchtwahl, der Bevorzugung der schwarzen Farbe, ist. Die Schimmel wurden von der Nachzucht mehr ferngehalten und gelangten deshalb weniger zur Registrierung. Der Verf. verwirft den Gedanken an eine Tendenz zum Melanismus oder an eine Änderung in der Potenz der Farben, die etwa auf die Änderung des Klimas zurückzuführen wäre.

Zur Beantwortung der Fragen, die sich auf Präpotenz (Farbe, Geschlecht, Alter) beziehen, schlug HARPER folgenden Weg ein. Er zog aus den Registern aufs Geratewohl 2000 Individuen aus, entweder rein schwarze Tiere oder typische Schimmel, 1000 Hengste und 1000 Stuten und zwar nur solche Exemplare, deren einer Elter schwarz, der andere schimmelhaarig war. Dadurch wurde die Fragestellung zwar eingengt, aber außerordentlich vereinfacht. In 13 Tabellen teilt der Verf. das Resultat seiner Erhebungen mit. Zur Erläuterung des Verfahrens genügt es, daß wir nur wenige zum Abdruck bringen.

HARPERS Tabelle II. Präpotenz des Geschlechtes.

	Der Vater präpotent	Die Mutter präpotent	Total
Füllen männlichen Geschlechts . . .	457	543	1000
„ weiblichen Geschlechts . . .	463	537	1000
Total	920	1080	2000
In Prozenten	46	54	

Es verhält sich also die Präpotenz des männlichen zu der des weiblichen Elters wie 46 : 54.

HARPERS Tabelle V. Präpotenz der Farbe.

	Präpotent Zahl der Fälle	%	Nicht präpotent Zahl der Fälle	%	Total
Schimmelelter . . .	1082	54,1	918	45,9	2000
Schwarzer Elter . . .	918	45,9	1082	54,1	2000

HARPER untersucht dann die Frage einer allfälligen Korrelation zwischen Alter und Präpotenz und stellt zwei Tabellen, eine für jedes Geschlecht, zusammen, in welchen die Fälle rubriziert werden, wenn der Vater gleichaltrig oder älter und wenn er jünger als die Mutter war.

HARPERS Tafel VIa. Hengstfüllen.

	Vater gleich alt oder älter	Prozentualische Präpotenz	Vater jünger	Prozentualische Präpotenz	Total
Vater präpotent . .	265	46,50	192	44,66	457
Mutter präpotent .	305	53,50	238	55,34	543
Total	570		430		1000

HARPERS Tafel VIb. Stutenfüllen.

	Vater gleich alt oder älter	Prozentualische Präpotenz	Vater jünger	Prozentualische Präpotenz	Total
Vater präpotent . .	283	47,89	180	44,01	463
Mutter präpotent .	308	52,11	229	55,99	537
Total	591		409		1000

Um womöglich Auskunft darüber zu erlangen, ob es mit Bezug auf das Alter ein Optimum der Präpotenz in einem oder dem anderen oder in beiden Geschlechtern gibt, hat HARPER sein Elternmaterial nach dem Alter in 5 Kategorien von Müttern sowohl als von Vätern eingeteilt: I. Sehr junge Eltern. Alter 3—4 Jahre; II. Junge Eltern, Alter 5—7 Jahre; III. Eltern mittleren Alters 8—10 Jahre; IV. vorgerücktes Alter, 11—13 Jahre; V. Eltern sehr alt, Alter 14 Jahre und mehr. HARPER untersucht in 8 Tabellen alle möglichen Kombinationen. Zunächst sind in 2 Tabellen alle Fälle verzeichnet, wo Stuten mit sehr jungen Hengsten und alle Fälle, wo Stuten mit sehr alten Hengsten gepaart wurden. Wir reproduzieren diese Tabellen.

HARPERS Tabelle VII.

Vater 3—4 Jahre alt	Vater präpotent	Mutter präpotent	Prozentualische Präpotenz der Mutter	Total
Hengstfüllen	77	106	57,92	183
Stutenfüllen	72	110	60,43	182
Total	149	216	59,17	365

HARPERS Tabelle VIII.

Vater 14 Jahre alt oder älter	Vater präpotent	Mutter präpotent	Prozentualische Präpotenz der Mutter	Total
Hengstfüllen	10	19	65,55	29
Stutenfüllen	15	26	63,41	41
Total	25	45	64,28	70

Von den übrigen Tabellen bringe ich als Muster nur noch diejenige zum Abdruck, welche die Ergebnisse von Paarungen von Hengsten mittleren Alters (von 8—10 Jahren) mit Stuten aller Altersklassen zur Darstellung bringt, soweit sich diese Ergebnisse auf Stutenfüllen beziehen.

HARPERS Tabelle X. Die Zahlen beziehen sich nur auf Stutenfüllen.
Ihre Väter 8—10 Jahre alt.

Alter der Mütter:	3—4 Jahre	5—7 Jahre	8—10 Jahre	11—13 Jahre	14 Jahre und mehr	Total
Vater präpotent . .	24	51	20	13	8	116
Mutter präpotent . .	15	58	38	22	7	140
Prozentualische Präpotenz der Mutter	38,46	53,21	65,51	62,85	46,66	256

Über die Verwertbarkeit einer Statistik, wie der HARPERSchen, läßt sich, wie wir zur Genüge wissen, allerlei sagen. Ich will hier nur auf einen biometrisch in Betracht kommenden Punkt hinweisen. Im allgemeinen kommen auf einen Zuchthengst in den Stutbüchern mehrere bis viele Mutterstuten, weil ja ein Beschäler sehr viele Stuten deckt. In HARPERS Statistik figurirt offenbar ein und derselbe Hengst meist zu wiederholten Malen. Dadurch erhält die Farbe eines Hengstes variationsstatistisch mehr Einfluß als die einer Stute.

HARPER faßt die Schlußfolgerungen, zu denen ihn seine statistischen Untersuchungen führen, folgendermaßen zusammen:

1. Es läßt sich in dem Material, die 4 Generationen hindurch, eine Veränderung im Zahlenverhältnis der Farben nachweisen, die von der Vorliebe der Züchter für die schwarze Farbe herrührt.

2. Das Schimmelhaar, diese ursprünglich vorherrschende Farbe, ist präpotent über Schwarz.
3. Die Mutterstute ist mit Bezug auf das Geschlecht präpotent über den Zuchthengst im ungefähren Verhältnis von 5 zu 4. Schimmelstuten sind mehr präpotent als Schimmelhengste und schwarze Hengste mehr als schwarze Stuten. Die Präpotenz der Stute ist teilweise der Verbindung mit der lange Zeit prädominierenden Farbe zuzuschreiben. Unter den Stuten sind die Schimmel und unter den Hengsten die Schwarzen in großer Majorität (nahezu 75 % aller Schimmel bzw. aller Rappen). (Wenn die schwarze Farbe vorgezogen wird, so wird man in den Gestüten vor allem auch darauf achten, daß die Beschäler neben den übrigen gewünschten Eigenschaften auch die schwarze Farbe haben. A. L.)
4. Offenbar existiert bis zu einem gewissen Grade eine Korrelation zwischen Alter und Präpotenz.
5. Das Optimum der Präpotenz scheint beim mittleren Alter zu liegen.

Beiläufig weisen **J. B. Robertson (1909, 1910)** und **Bunsow (1910, S. 42)** auf eine Erscheinung hin, die sie als eine der befremdendsten in der Vererbung bezeichnen. Es wird nämlich, sagen sie, sehr oft mit der Farbe nicht nur die Nervenkraft des die Farbe tragenden Tieres vererbt, sondern sogar seine Skelettformation, so daß beispielsweise die braunen Nachkommen eines Hengstes ihm auch in ihrer ganzen Konstruktion, überhaupt in ihrer ganzen Erscheinung durchaus ähneln, seine Fuchsnachkommen aber gar nicht. Es wird hier auf Erscheinungen aufmerksam gemacht, die eventuell von der größten Bedeutung werden können. Ich weise hier auf die mehrfach, auch von uns in unseren Züricher Zuchten beobachtete Erscheinung hin, daß die aus der Kreuzung mit Albinos resurgenten wildgrauen Mäuse auch in ihrem Temperament immer viel scheuer und wilder zu sein scheinen als ihr albinotischer Elter. Doch sind hier sorgfältige Beobachtung und kritische Beurteilung besonders stark geboten.

Die Arbeit von **C. C. Hurst** vom Jahre 1911 (nach einem Vortrag in der Versammlung der British Association), welche neben einer Zusammenfassung der bisherigen Resultate der Autoren auch Ergebnisse eigener fortgesetzter Stud Book-Studien enthält, ist mir nur nach dem Referat von F. M. in der Naturwissenschaftlichen Rundschau (1912) bekannt geworden.

Ich benutze dieses Referat.

Beziehungen der Farbe zu anderen Eigenschaften.

(Nach J. B. ROBERTSON?)

Es liegen Beweise dafür vor, daß in gewissen Stämmen eine Beziehung zum Rennvermögen besteht. Z. B. war der berühmte St. Simon ein homozygotischer Rotbrauner (offenbar „bay“ A. L.), der niemals einen Fuchs zeugte. Andererseits waren fünf seiner ausgezeichneten Söhne heterozyge Rotbraune und Braune, die auch Füchse zeugten. Diese Fuchsenkel des St. Simon haben sich in bezug auf das Rennvermögen als weit geringer erwiesen als ihre rotbraunen und braunen Brüder und Schwestern. Denn während jene zusammen nur zwei klassische Rennen gewonnen haben, siegten diese bei 15 Rennen und waren nur etwa zweimal so zahlreich.

Ein anderer interessanter Punkt, der zur Untersuchung steht, ist die teilweise auftretende Verknüpfung von brauner Haarfarbe, hohem Rennvermögen und weiblichem Geschlecht in St. Simons Nachkommenschaft. St. Simons braune Stutenfüllen erwiesen sich den rotbraunen Stutenfüllen, den braunen Hengstfüllen, sogar den rotbraunen Hengstfüllen, von denen ein paar Individuen außergewöhnlich gut waren, an Rennvermögen überlegen. (Wörtlich nach dem Referat.)

IV. Überlanges Mähnen- und Schwanzhaar (Wunderpferde). Haltung des Ohres. Eigenschaften des Skeletts. Davenport, Robertson, Bunsow.

A. Das enorm lange Mähnen- und Schwanzhaar der Wunderpferde.

Größere Aufmerksamkeit und genaue Verfolgung der Zuchtergebnisse verdienen in Zukunft auch die sogenannten Wunderpferde, die in Amerika als „Oregon-Wonder-Horses“ berühmt geworden sind. Sie zeichnen sich durch enorm langes Mähnen- und Schwanzhaar aus, und dieses Merkmal scheint erblich zu sein. **Davenport (1904)** berichtet beispielsweise über Linus II (Besitzer Mr. JAMES K. RUTHERFORD, Waddington, N. Y.), ein ca. 5-jähriges „Morgan horse“ mit einer doppelten Mähne, die das Tier jederseits etwa 2 Fuß lang, und einem Schwanz, den das Tier 6—8 Fuß lang auf dem Boden nachschleppt. Der Vater, Linus I, soll nach RUTHERFORD im Alter von 14 Jahren eine einfache, aber 18 Fuß lange Mähne und einen 21 Fuß langen Schwanz besessen haben. Auch die Mutter hatte „a remarkable growth of hair“.

B. Die Haltung des Ohres.

Nach **Robertson (1909/10)** mendelt auch die Haltung des Ohres beim Pferde. Sie scheint auf zwei Faktorenpaaren zu beruhen. Das Stehohr scheint über das seitlich herabhängende, dagegen das nach vorn hängende Ohr über das Stehohr zu dominieren.

C. Eigenschaften des Skeletts.

Robertson (1909/1910) hat Materialien gesammelt (siehe auch die Wiederholung der Angaben bei BUNSOW, 1910), welche ihm den Gedanken nahe legen, daß die Form der Hüften („thighs“) und der Sprunggelenke („hocks“) mendelnde Merkmale sind. Dabei scheint die gerade Hüfte über die gewölbte und das gestreckte Sprunggelenk über das geknickte dominant zu sein. Nach ROBERTSON mendelt auch die Zahl der Lendenwirbel (6 oder 5), wobei die Sechszahl über die Fünzfzahl dominiert. Ein weiteres mendelndes Merkmal ist die auf der Form der Nasenbeine beruhende Form des Schädels. Das konvexe Gesichtsprofil (Ramsnase) dominiert über das konkave. Vielleicht ist das geradlinige Profil gelegentlich eine Erscheinung der Heterozygotie. Das konvexe Profil scheint mit der Sechszahl der Wirbel und das konkave meist mit ihrer Fünzfzahl in Korrelation zu stehen. Aber diese Korrelation ist vielleicht nur scheinbar und zufällig.

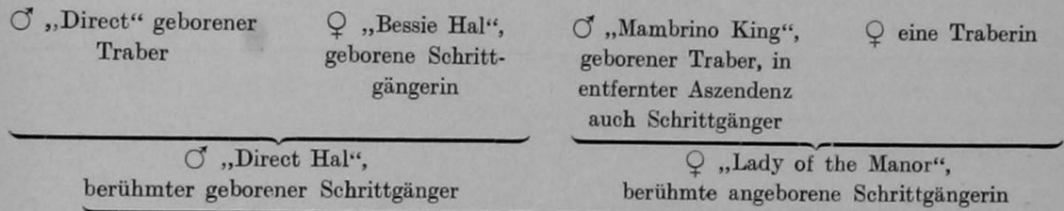
V. Vererbung der Gangart. Bateson, Hervey.

Nach **Bateson (1907, MENDELS Principles)** kann kaum ein Zweifel darüber bestehen, daß gewisse Gangarten bei Pferderassen angeborene, erbliche Eigentümlichkeiten sind, abgesehen davon, daß verschiedene Gangarten den Pferden angelernt werden können. Es sind unverkennbare Anzeichen vorhanden, daß gewisse Gangarten den Regeln der alternativen Vererbung folgen und daß z. B.

der natürliche Schrittgang sich zum Traben (der amerikanischen Trabpferde) rezessiv verhält.

W. Bateson (1907, Science) erhielt auf seine an **W. PARLIN**, Verfasser des Buches „The American Trotter“, gerichtete Anfrage hin die Antwort, daß er, **PARLIN**, keinen Fall kenne, wo ein angeborener Traber von zwei angeborenen Schrittgängern gezeugt worden wäre, während er neuerdings bestätigen könne, daß Traber häufig Schrittgänger hervorbringen. Diese Beobachtungen werden von **JOHN THAYER**, Lancaster, Mass. bestätigt. Es scheint somit, daß beim Traber ein Gen für das Traben vorhanden ist, welches beim Schrittgänger fehlt.

John L. Hervey (1908) entgegnet auf den Artikel von **BATESON**, daß dessen Referenzen offenbar nicht über ausreichende Erfahrung verfügten. Es sind ihm Fälle bekannt, wo der Paarung von Trabern Schrittgänger entsprossen. Er beschreibt eingehend einen solchen Fall, den wir durch einen Stammbaum illustrieren.



In der Nachkommenschaft ein ♀-Füllen, geb. 1905, eine echte Traberin („square trotter“), die noch nie Schritt gegangen ist.

HERVEY gibt zu, daß unbestreitbar Schrittgänger weit häufiger aus der Paarung von Traber-Eltern hervorgehen als umgekehrt. Dagegen bezweifelt er, daß der Unterschied zwischen angeborenen Trabern und Schrittgängern so scharf ist, daß zweifelhafte Fälle die Ausnahme bilden.

VI. Vererbung von Muskel- und Nervenkraft. Stamina. Robertson, Bunsow.

Hierüber hat der englische Tierarzt und angesehene Pferdesportsmann **J. B. Robertson**, welcher in seiner Heimat als sehr bewandert in den mit der Pferdephysiologie, Pferdezucht und dem Rennsport zusammenhängenden Fragen gilt, Studien und Erhebungen in Stutbüchern und Sportprotokollen angestellt (1909/10, 1912), die hohes Interesse darbieten, wenn auch ihre Resultate doch wohl noch recht unsicher sind und vorläufig nur den freilich keineswegs gering zu schätzenden Wert von Anregungen haben. **Robert Bunsow** hat die Ausführungen **ROBERTSONS 1910** in verkürzter Form publiziert.

A. Ausdauer beim Rennen und Muskelkraft beim Rennpferd. („Racehorse Stamina“.)

Die ausführliche, mit 12 Tabellen versehene Abhandlung von **J. B. ROBERTSON** findet sich im dritten Heft des „**MENDEL Journal**“ (1912, S. 37—92), das sein Erscheinen inzwischen wieder eingestellt hat.

Arnold Lang, Experimentelle Vererbungslehre.

Unter „Stamina“ verstehen die Sportsleute die Fähigkeit zu langandauernder Muskelanstrengung. Die Steher („Stayers“) unter den Rennpferden, welche diese Fähigkeit haben, vermögen in der Ebene 2½ km oder mehr, erstklassige Steher bedeutend mehr, zu rennen, ohne anzuhalten, ohne „Muskelasphyxie“ zu zeigen und ohne den Atem zu verlieren. Den Gegensatz zu den Stehern bilden die Flieger („Sprinters“). Diese ermüden und versagen nach kurzer Zeit, während der allerdings ihre Renngeschwindigkeit eine sehr große sein kann. Als typische Flieger bezeichnet ROBERTSON solche Pferde, die es in einem Zuge höchstens auf 1,4 km bringen. Es ist sicher, daß die Rennleistung im wesentlichen auf erblichen Faktoren beruht und daß die Unterschiede in derselben in der Hauptsache unmöglich auf Verschiedenheiten in der Pflege und dem Trainieren beruhen können. Junge Vollblutpferde, deren Herkunft zu der Annahme berechtigt, daß sie vorzügliche Renner werden, können später, im reifen Alter, mit Bezug auf das Rennvermögen sehr verschieden ausfallen, wenn sie auch bei ihrer Aufzucht gleich sorgfältig gepflegt und trainiert werden. Und aus einem Pferde einer schweren Schrittgängerrasse wird auch bei der sorgfältigsten Pflege in der Kindheit und Jugend niemals ein Steher werden.

ROBERTSON führt den Unterschied in der Leistungsfähigkeit zwischen Stehern und Fliegern, soweit sie auf der Muskelkraft beruht, auf Verhältnisse zurück, die mit der den Histologen und Physiologen wohlbekannten Verschiedenheit zwischen blaßroten und dunkelroten Muskelfasern zusammenhängen. Er stellt die in Betracht kommenden physiologischen Verschiedenheiten einander in folgender Tabelle gegenüber.

Blaßrote Muskelfaser.	Dunkelrote Muskelfaser.
1. Farbe blaßrot.	1. Farbe dunkelrot. Aussehen auf dem Querschnitt körnig.
2. Durchmesser im Querschnitt 0,06 mm und mehr. Querschnitt im Vergleich zur Länge groß.	2. Durchmesser im Querschnitt weniger als 0,05 mm. Querschnitt im Verhältnis zur Länge klein.
3. Querstreifung sehr deutlich ausgeprägt. Längsstreifen undeutlich.	3. Längsstreifen sehr deutlich.
4. Das kapillare Gefäßnetz zwischen den Fasern ist eng.	4. Die Kapillaren größer als gewöhnliche Haargefäße, zu kleinen Reservoirs erweitert.
5. In kurzen Zwischenräumen sich wiederholende Nervenregung führt rasch zur Erschöpfung.	5. In kurzen Zwischenräumen sich wiederholende Nervenregung führt nicht rasch zur Erschlaffung.
6. Es genügt eine mäßige Nervenregung, um die maximale Muskelkontraktion hervorzurufen.	6. Es bedarf eines mächtigen Nervenstimulus, damit die maximale Kontraktion erfolge.
7. Beim lebenden Tiere werden die wesentlichen Bildungstoffe der Muskelsubstanz rasch zersetzt. Es sammeln sich in den Muskeln Kohlendioxyd und andere Zerfallsprodukte an, welche die Gewebeasphyxie und Ermüdung hervorrufen.	7. Der lebende Muskel scheint ein ausgesprochenes Aufspeicherungsvermögen für Sauerstoff und vielleicht auch Glykogenverbindungen zu besitzen. Während der Muskeltätigkeit ist die Menge abgesonderten Muskeldioxyds relativ gering und wird sofort in das Kapillarsystem aufgenommen. Gewebeasphyxie und Ermüdung treten langsam ein.

Die Untersuchungen, die ROBERTSON über das Vorkommen und die Verbreitung der beiden Arten von Muskelfasern bei verschiedenen Pferdetyphen angestellt hat, teilt er nicht im einzelnen mit. Er macht folgende Angaben: Die Muskelfasern der schweren Pferdestämme scheinen ausschließlich dem blaßroten Typus anzugehören, während bei den leichten Sippen beide Formen zugleich bei einem und demselben Individuum vorkommen und zwar in einem und demselben Muskel in verschiedenen Proportionen. Bei den echten Fliegern sind vielleicht etwa 75% der Muskelfasern blaßrot, bei den echten Stehern vielleicht 90% dunkelrot. Bei den intermediären Rennpferden dürfte die Muskulatur zur Hälfte aus blaßroten und zur Hälfte aus dunkelroten Fasern bestehen.

ROBERTSON ist zu dem Resultat gekommen, daß die besonderen Renner-Eigenschaften der Steher und Flieger bzw. ihre histologischen Grundlagen auf MENDELSchen Faktoren beruhen. Er betont aber ausdrücklich, daß nicht nur die Muskelkraft die Leistungen der Tiere bedingt, sondern noch andere Verhältnisse. Besonders sei die „Nervenkraft“, die wahrscheinlich auf einem selbständigen MENDELSchen Faktor beruhe, ebenfalls maßgebend. Ein Pferd mag alle physiologischen und physischen Eigenschaften eines Stehers besitzen und doch als Renner zu langsam sein, dann nämlich, wenn sein motorisches Nervensystem die Muskulatur mit ungenügender Kraft oder Schnelligkeit erregt. ROBERTSON nimmt ferner, wie wir bald sehen werden, noch einen besonderen Hemmungsfaktor an, der in seiner Wirksamkeit auf das weibliche Geschlecht begrenzt ist.

ROBERTSON geht von der vorläufigen Annahme aus, daß die dunkelroten und die blaßroten Muskelfasern im Keimplasma durch antagonistische, erbeinheitliche Faktoren, R und P , repräsentiert sind, und daß im Soma keiner dieser Faktoren dominiert. Dann könnten theoretisch folgende drei somatischen Kombinationen vorkommen:

Flieger = PP ; theoretisch sind nur blaßrote Skelettmuskeln vorhanden.

Intermediäre Pferde = PR ; theoretisch bestehen ihre Muskeln aus einem Gemisch von dunkel- und blaßroten Fasern.

Stehier = RR ; theoretisch sind ihre Muskeln aus lauter dunkelroten Fasern zusammengesetzt.

Bei Kreuzungen dieser Typen müssen folgende Kombinationen entstehen:

$PP \times PP$ gibt nur PP ,
 $PP \times PR$ „ PP und PR in gleicher Zahl,
 $PP \times RR$ „ nur PR ,
 $RR \times RR$ „ nur RR ,
 $RR \times PR$ „ RR und PR in gleicher Zahl,
 $RR \times PP$ „ nur PR ,
 $PR \times PR$ „ PP , PR und RR im Zahlenverhältnis 1 : 2 : 1.

Es ist wahrscheinlich, daß die Proportionen der beiden Faserarten beträchtlich variieren. Die heterozygotischen PR -Muskeln stellen offenbar ein Mosaik beider Elemente dar, und es ist nicht möglich, die Flieger, Steher und intermediären Pferde scharf und genau auseinander zu halten.

Praktisch rechnet ROBERTSON, wie wir schon wissen, zu den reinen Fliegern PP solche Rennpferde, die im regelrechten Rennlauf nicht mehr als 1400 m (7 „furlongs“) zu durchlaufen vermögen. Echte Steher RR bezwingen 2400 m und mehr. Bei den intermediären Rennpferden PR sind die Grenzen ihrer Rennleistungen bei 1600 und 2200 m gesteckt. Die Abgrenzung der Intermediären nach unten gegen die Flieger und nach oben gegen die ausdauernden Steher ist etwas willkürlich.

Von großer Bedeutung ist, wenn er sich bestätigt, der von ROBERTSON versuchte Nachweis einer geschlechtlichen Verschiedenheit in der Leistungsfähigkeit beim Rennen.

Es werden ungefähr gleichviel männliche und weibliche Füllen geboren. Die Statistik zeigt, daß unter den zwei Jahre alten Gewinnern ungefähr gleichviele Hengst- und Stutenfüllen vorkommen. Eine Statistik erwähnt 980 Hengst- und 1050 Stutenfüllen. Es nehmen in diesem Alter auch gleichviele männliche und weibliche Pferde teil, später aber doppelt soviel männliche. Aus der großen Tabelle III des Verfassers, in welcher er die Rennleistungen der 2605 gewinnenden Nachkommen von 60 Rennpferdehengsten zusammenstellt, geht hervor, daß unter diesen 2605 Gewinnern, die alle drei Jahre alt und älter waren, 1700 männlichen und 905 weiblichen Geschlechtes waren. Da die Eigentümer der

Kosten wegen nur solche Pferde konkurrieren lassen, welche Aussicht auf Erfolg haben, so geht nach ROBERTSON aus dieser Statistik hervor, daß die Rennleistungen beim Pferde im weiblichen Geschlecht vom zweiten Altersjahre an abnehmen, und zwar ist die Abnahme bedeutend größer unter den Stehern als unter den Fliegern.

Recht lehrreich und ziemlich beweisend ist die folgende aus Tabelle III ausgezogene Übersicht, welche die Zahl der Hengste und Stuten angibt, welche für bestimmte Distanzen gewonnen haben. (In die Tabelle sind einzelne Rennen aufgenommen, bei denen nur Stuten zugelassen werden.)

1. Auf 1000, 1200 und 1400 m haben gewonnen 394 Hengste und 318 Stuten (1,24 : 1).
2. Auf 1600, 1800, 2000 und 2200 m haben gewonnen 702 Hengste und 366 Stuten (1,92 : 1).
3. Auf 2400 m und mehr haben gewonnen 604 Hengste und 221 Stuten (273 : 1).

Berücksichtigt man nur die höchste Distanzklasse von 2800 m, so waren von den 139 Gewinnern 112 männlichen und 27 weiblichen Geschlechts (4,15 : 1).

ROBERTSON führt noch weitere Argumente für die Inferiorität des weiblichen Geschlechtes an. (Es handelt sich doch wohl nur um eine beträchtliche Wahrscheinlichkeit, da die Zahlen, die ROBERTSON vorbringt, absolute und nicht relative sind. Man müßte z. B. erfahren, wieviel Prozent der männlichen und wieviel Prozent der weiblichen Nachkommen von Rennern tatsächlich überhaupt trainiert wurden, wie viel Prozent der männlichen und weiblichen Nachkommen tatsächlich am Rennen teilnahmen und welches die Leistungen für verschiedene Distanzen bei den männlichen und weiblichen Pferden in Prozenten der männlichen und weiblichen Teilnehmer waren. A. L.)

Die Inferiorität des weiblichen Geschlechts schreibt ROBERTSON einem Hemmungsfaktor *I* der Steher-Ausdauer zu, der bei gewissen Stuten vorkommt. Vielleicht, sagt er, ist die Mutmaßung erlaubt, daß es sich um ein mit einer Ovarialsekretion zusammenhängendes Enzym handelt. Dieses Hemmungsgen wird auf Söhne und Töchter übertragen, ist im weiblichen Geschlecht dominant und notwendig im männlichen rezessiv. Beispielsweise würde das Vorkommen eines *I* bei einer intermediären Stute dieselbe zu einem Flieger machen.

Dafür, daß ein solches Hemmungsgen durch die Söhne auf Enkel übertragen werden könnte, führt ROBERTSON einige züchterische Belege an.

Die Hauptzusammenstellung ROBERTSONS, auf die er seine Ansichten über die Erbliehkeitsverhältnisse der Rennleistungen der ausdauernden Steher und der rasch versagenden, wenn auch oft „schüssigen“ Flieger gründet, ist die schon erwähnte Tabelle III. Sie enthält ein Verzeichnis der Maximaldistanzen, welche die Nachkommen von 60 verschiedenen Zuchthengsten im Flachrennen in Großbritannien und Irland in vorschrittmäßiger Weise bewältigt und für die sie Preise gewonnen haben: Es sind nur Rennen von solchen Pferden verzeichnet, die drei Jahre und darüber alt waren. Alle Rennen Zweijähriger sind weggelassen.

Wir können nicht die ganze Tabelle reproduzieren. Wir wollen aber eine Probe derselben (S. 789) mitteilen, um dem interessierten Leser zu zeigen, wie sie angelegt ist. Bei jedem Zuchthengst (1. Kolonne) ist die wahrscheinliche Erbformel („gametic composition“) angegeben, ob Flieger *PP*, intermediärer Renner *PR* oder Steher *RR*. Von den 60 Zuchthengsten sind 20 (3 zweifelhaft?) als Steher *RR*, 30 als intermediär und 10 als Flieger *PP* taxiert.

ROBERTSON prüft zunächst das Ergebnis der Paarung der 17 Steherhengste (*RR*) mit beliebigen Stuten ohne Rücksicht auf die Konstitution dieser letzteren, die sowohl *RR* als *RP* als *PP* sein können. Der theoretischen Voraussicht nach können nur Steher und Intermediäre (*RR* und *RP*) und es dürfen keine Flieger (*PP*) entstehen. Das Resultat war aber nach den Resultaten der Wettrennen das folgende:

	Flieger	Intermediäre	Stehar
Hengstfüllen	61	195	284
Stutenfüllen	43	115	112
	104	310	396

Also 104 Flieger, die nicht erwartet werden.

Probe aus ROBERTSON'S Tabelle III.

Zuchthengst (Beschäler)	Eltern des Beschälers	Maximum der Renn- leistung des Beschälers Furlongs (zu 201 m)	Kon- stitution des Be- schälers. Erbformel		Distanzen in „Furlongs“ ¹⁾ . 1 Furlong = 201 m													Total der Ge- winner	%	%	%
					<i>P P</i> Flieger. Rennen nicht über 7 Furlongs			<i>P R</i> Intermediäre. Rennen zwischen 8 u. 11 Furlongs				<i>R R</i> Steher. Rennen regelrecht über 12 Furlongs									
					5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16 und darüber					
No. 6 Florizel II (1891)	♂ St. Simon ♀ Pertida II	21	<i>R R</i>	Hengst- füllen	—	1	2	9	—	1	1	15	1	2	1	7	40	7,5	27,5	65,0	
				Stuten- füllen	2	—	—	7	2	4	—	3	2	—	—	2	22	9,1	59,1	31,8	
				Zu- sammen	5			24				33					62	8,1	38,7	53,2	
No. 29 Laveno (1892)	♂ Bend Or ♀ Napoli	10	<i>P R</i>	Hengst- füllen	3	3	—	8	1	3	2	5	—	—	—	2	27	22,1	51,9	26,0	
				Stuten- füllen	2	1	—	3	—	2	—	3	—	—	—	2	13	23,0	38,5	38,5	
				Zu- sammen	9			19				12					40	22,5	47,5	30,0	
No. 51 Juggler (1885)	♂ Touchet ♀ Enchantress	6 (8)	<i>P P</i>	Hengst- füllen	5	2	—	7	—	2	—	1	—	—	—	—	17	41,2	53,0	5,8	
				Stuten- füllen	5	5	2	5	—	2	—	—	—	—	—	—	19	63,2	36,8	—	
				Zu- sammen	19			16				1					36	52,8	44,4	2,8	

Die 43 weiblichen Flieger bieten, sagt ROBERTSON, keine Schwierigkeit. Drei stehen an der Grenze zwischen Fliegern und Intermediären und können zu letzteren gerechnet werden. Die übrigen haben jedenfalls die Konstitution von Intermediären PR mit dem Hemmungsfaktor I , der sie zu PP degradiert. Was die 61 Flieger unter den Hengstfüllen anbetrifft, so zitiert ROBERTSON eine Reihe von Gründen, die diese Ausnahmen zum großen Teil als bloß scheinbare erscheinen lassen.

ROBERTSON teilt sodann die Resultate von Erhebungen über die Resultate von Kreuzungen von Rennern mit, deren Leistungsvermögen bekannt ist. Wir geben die nackten Resultate bekannt, unter Beifügung der theoretischen Erwartung, ohne Berücksichtigung der durch das gelegentliche Eingreifen des Hemmungsfaktors herbeigeführten Reduktion der Rennausdauer bei Stuten und ohne Erwähnung der ROBERTSONSchen Plaidoyers zur Entkräftigung der hier und da ansehnlich großen Ausnahmen. Diese Plaidoyers erscheinen hier und da vielleicht etwas gesucht und gezwungen.

1. Tabelle in welcher die Stuten, mit denen die 17 Steherhengste (RR) der Tabelle III gekreuzt wurden, nach ihren Rennleistungen eingeteilt sind in Flieger, Intermediäre, Steher und solche, die sich nie an einem Rennen beteiligten. Die Liste der Nachkommen ist gemäß der Deutung der Ausnahmen (siehe oben) korrigiert, bzw. vermindert oder ergänzt.

	Mutterstuten	3 Jahre alte und ältere Nachkommenschaft. Gewinner		
		Flieger	Intermediäre	Stehere
17 Steher-Zuchthengste RR	Flieger-Stuten, $PP + (PR + I)$. .	17	152	156
	Theoretische Erwartung	?	?	?
	Intermediäre Stuten, PR	1	65	72
	Theoretische Erwartung	0	69	69
	Stehere-Stuten, RR	1	14	54
	Theoretische Erwartung	0	0	69
	Stuten, die sich nie an einem Rennen beteiligten	9	104	114

2. Paarung von 14 intermediären Zuchthengsten (PR) der Tabelle III mit verschiedenen, nach ihren Rennleistungen beurteilten Stuten, und mit Stuten, die sich nie an einem Rennen beteiligten.

	Mutterstuten	3 Jahre alte und ältere Nachkommenschaft		
		Flieger	Intermediäre	Stehere
14 intermediäre Zuchthengste, PR	Flieger-Stuten, PP oder $(RP + I)$.	118	109	40
	Theoretische Erwartung	?	?	?
	Intermediäre Stuten, PR	44	88	60
	Theoretische Erwartung	48	96	48
	Stehere-Stuten, RR	3	26	27
	Theoretische Erwartung	—	28	28
	Stuten, die sich nie an einem Rennen beteiligten	75	97	65

3. Kreuzung der 10 Fliegerhengste der Tabelle III mit Flieger- und Steherstuten, mit intermediären und solchen, die sich nie an einem Rennen beteiligten.

	Mutterstuten	3 Jahre alte und ältere Nachkommen- schaft		
		Flieger	Intermediäre	Stehet
10 Flieger-Zucht- hengste <i>PP</i>	Flieger-Stuten, <i>PP</i> oder (<i>PR</i> + <i>I</i>) .	65	14	1
	Theoretische Erwartung	?	?	?
	Intermediäre Stuten, <i>PR</i>	9	15	—
	Theoretische Erwartung	12	12	—
	Stehet-Stuten, <i>RR</i>	2	4	—
	Theoretische Erwartung	—	6	—
	Stuten, die sich nie an einem Rennen beteiligten	42	17	4

Die Einfügung der Vererbungsverhältnisse der Renntypen der Stehet und Flieger, bzw. ihrer histologischen Grundlage (relative Zahl der dunkelroten Muskelfasern) in die Kategorie der MENDELschen Vererbungserscheinungen, wie sie ROBERTSON versucht, ist, was dieser selbst am besten weiß, noch recht unsicher und hat vorläufig bloß den Wert einer naheliegenden, anregenden Suggestion. Die Beurteilung nach den Rennleistungen ist mit großen Schwierigkeiten verknüpft. Die Fehlerquellen, von denen ROBERTSON selbst mehrere erwähnt, sind zahlreich. Abgesehen von der „Nervenkraft“, von der gleich die Rede sein soll, sieht sich ROBERTSON genötigt, einen selbständigen, in seiner Wirkung geschlechtsbegrenzten Hemmungsfaktor *I* einzuführen, welcher eine konstitutionell intermediäre Stute *PR* auf die Stufe einer Fliegerstute reduziert. Aber wie wirkt dieser Faktor auf eine reine Stehetkonstitution?

Am Schlusse seiner Abhandlung präzisiert bzw. ergänzt ROBERTSON, in wie mir scheint, glücklicher, jedenfalls sehr beachtenswerter Weise seinen Erklärungsversuch der schwierigen und verwickelten Erscheinungen in folgender Weise: Auf dem Boden der „Presence and Absence Theory“ stehend, nimmt er an, daß der Faktor für die dunkelroten Fasern der vorhandene ist, und daß die Bildung von nur blassen Fasern auf dem Fehlen dieses Faktors beruht. Aber es sei korrekter, nicht eine Vererbungseinheit anzunehmen, sondern mehrere, getrennte Einheiten („entities“), (wir würden sagen Genomeren A. L.), die auf verschiedene Chromosomen verteilt sind. „Je größer die Zahl der Chromosomen ist, welche den „Stehet-Faktor“ für die Bildung von dunkelroten Muskelfasern führen, um so intensiver wird sich ceteris paribus der Stehet-Charakter bei der Nachkommengeneration manifestieren. Die Erbformel *RR* würde demnach ein Pferd charakterisieren, bei welchem der *R*-Faktor in der größtmöglichen Zahl von Chromosomen vorhanden ist und die Formel *PP* ganz strenge genommen ein Pferd, in dessen Chromosomen überhaupt kein *R*-Faktor vorkommt. Tatsächlich würden *R*-Faktoren bei keinem edlen Vollblutpferde ganz fehlen.“

B. Die motorische Nervenkraft.

In seiner Artikelserie 1909/1910 (nicht 1912) bezeichnet ROBERTSON (in fast wörtlicher Übersetzung BUNSON 1910) neben der auf dem Vorhandensein eines Maximums von dunkelroten Muskelfasern beruhenden, ausdauernden Muskelkraft die starke Nervenkraft als für die hohen Rennleistungen der Stehet maßgebend. Unter Nervenkraft versteht er das Vermögen des motorischen Zentralnervensystems, die Skelettmuskulatur lange Zeit hindurch durch unausgesetzte, kräftige Erregungen zu normal verlaufenden, kräftigen Kontraktionen zu veranlassen. Wie die Beschaffenheit der Nervenkraft genau zu erkennen und namentlich wie sie einigermaßen exakt zu messen ist, darüber finden sich keine oder ganz ungenügende Angaben. Genaue Definitionen und zuverlässige Meßmethoden sind aber unerlässlich,

wenn eine solide Basis auch für Erbliehkeitsuntersuchungen gewonnen werden soll. Ich glaube mich deshalb auf eine ganz kurze Mitteilung der Ideen ROBERTSONs beschränken zu sollen.

ROBERTSON glaubt, daß auch die Nervenkraft den Regeln der alternativen Vererbung gehorcht. Kommt der Faktor F für Nervenkraft homozygotisch (FF) vor, so ist die Nervenkraft in Fülle vorhanden. Dieser homozygotischen Erbeinheit steht die minime Nervenkraft SS als antagonistische Erbeinheit gegenüber. Die Heterozygoten FS zeigen intermediäre Nervenkraft. Es scheint, daß kein Faktor über den anderen vollkommen dominiert. Doch kommt vielleicht eine unvollkommene Dominanz von F über S vor. Die somatischen Erscheinungen der Faktoren F und S variieren übrigens um einen Mittelwert herum.

Auf das anererbte Fehlen von Nervenkraft sind die nicht selten zu konstatierenden Fälle zurückzuführen, daß tadellos erscheinende, einjährige Vollblutfüllen mit den besten Namen im Stammbaum, die als Renner das Größte versprechen, später ganz versagen. Sie haben alles geerbt, nur nicht die Nervenkraft.

C. Die Kombinationen der Faktoren der Nerven- und Muskelkraft.

Wie ROBERTSON 1909/1910 (und in identischer Weise BUNSOW 1910) in einem besonderen Abschnitt ausführt, können sich die Faktoren für Nervenkraft (F und S) und diejenigen für Muskelkraft (R und P) als MENDELSche Faktoren frei kombinieren. (Dieser Abschnitt fehlt ganz in ROBERTSONs ausführlicher Abhandlung über die Ausdauer der Muskelkraft beim Rennpferd [„Racing Stamina“] vom Jahre 1912. Bei den theoretischen Ableitungen der Zuchtergebnisse wird wohl der inzwischen eingeführte, geschlechtsbegrenzte Hemmungsfaktor I berücksichtigt, nirgends aber die Nervenkraft, obschon ihr Einfluß erwähnt wird. Ob ROBERTSON inzwischen seine Ansicht über die Lebenskraft als MENDELSchem Faktor geändert hat?) Wenn R und P die Allelomorpha eines Paares, F und S diejenigen des anderen sind, so können natürlich folgende 9 Kombinationen vorkommen: 1. $RRFF$, 2. $RRFS$, 3. $RRSS$, 4. $PRFF$, 5. $PRFS$, 6. $PRSS$, 7. $PPFS$, 8. $PPFF$, 9. $PPSS$. ROBERTSON diskutiert die bei den verschiedenen Kombinationen vorhandene rennsportliche Leistungsfähigkeit und zitiert für manche Kombinationen als Belege bekannte Vollblutzuchtpferde. Beispiele. 1. $RRFF$. Hochklassige Steher mit hoher Nervenkraft: St. Simon, Cyllene, Persimmon, Isinglass, Isonomy, Spearmint. 3. $RRSS$. Sehr langsamer Steher. Beim Flachrennen wertlos. Langsamer Steepler. 8. $PPFF$. Hat sehr viel Nervenkraft, aber keine Muskelausdauer. Läuft 600—800 m und klappt dann zusammen. Wenn Stute, zu Zuchtzwecken geeignet. 9. $PPSS$. Weder als Rennpferd, noch zur Zucht brauchbar.

VII. Vererbung von Krankheiten. Ehrensberger, Robertson, Bunsow.

A. Vererbung nicht traumatischer Augendefekte.

Emil Ehrensberger, Gestütstierarzt in Zweibrücken, hat sich große Mühe gegeben, die Frage der Vererbung der auf nicht traumatischem Wege entstandenen Augenfehler beim Pferde näher aufzuklären (Berner Dissertation, unter U. DUERST, 1910). Er hat dazu teils die aktenmäßigen Tabellen und Berichte der jährlich vorgenommenen Augenuntersuchungen, teils eigene Wahrnehmungen am Zuchtmaterial der beiden bayerischen Stammgestüte Achselschwang und Zweibrücken benutzt. Leider ist die Methode der Untersuchung ganz veraltet. Der Verfasser ist mit den Anforderungen, die man heutzutage an eine solche Untersuchung stellen muß, will man anders weiter kommen, ganz ungenügend bekannt. Es fehlt fast ganz an der nötigsten Kritik. Die Resultate sind deshalb leider fast wertlos. Folgende Angaben werden wohl genügen:

EHRENSBERGER stellt alles das zusammen, was über Augendefekte und Augenerkrankungen der Nachkommen von 4 Zuchthengsten ermittelt werden konnte, von denen zwei nach periodischen Augen-

entzündungen vollständig erblindet, die andern an Linsen- und Glaskörpertrübungen und andern Augendefekten erkrankt waren. Auch wurde, so viel wie möglich, über die Gesundheit der Augen der zur Kreuzung in die 4 Familien eingeführten fremden Pferde ermittelt. Dieselben scheinen fast ausnahmslos augengesund gewesen zu sein. Bei den Nachkommen werden alle möglichen notierten Augendefekte als auf Vererbung einer und derselben Krankheitsdisposition beruhend in Betracht gezogen. „Bezüglich der Art und Weise der Augenfehler, die als erblich bei der Nachkommenschaft zu betrachten sind, möchte ich (EHRENSBERGER) bemerken, daß weitaus die größte Anzahl die Linse betrifft oder daß es Residuen abgeheilte Augenentzündungen waren. Mit Fehlern waren behaftet die Cornea allein 5 mal, die Linse 85 mal, der Glaskörper 4 mal und verschiedene Teile des Auges zusammen in 52 Fällen. Es gehört zum Nachweis der Vererblichkeit von Augenfehlern doch nicht unbedingt, daß in der Deszendenz der betr. Fehler genau bei demselben Auge und in der nämlichen Form auftritt, wie bei den Eltern.“ So mag „in der einen Generation ein Fehler in der Linse bestehen, in der nächsten am Glaskörper usw. Es wird eben nicht der Fehler an und für sich vererbt werden, sondern nur eine gewisse, von der Norm abweichende Schwäche der anatomischen und physiologischen Eigentümlichkeiten des Sehorganes, welche während des Lebens den einen oder anderen Fehler des Auges bedingt.“

EHRENSBERGER konstatiert statistisch, daß die Augenfehler allmählich in der Deszendenz der kranken Stammhengste abnehmen. „Valus z. B. hatte 5 Kinder, von denen 4 = 80 % mit Fehlern behaftet waren, ferner 21 Enkel, von denen 11 = 52,38 % und 11 Urenkel, von denen 4 = 36,36 % fehlerhaft waren.“ Als charakteristisch für die EHRENSBERGERSche Art der Behandlung der Probleme wollen wir ferner mitteilen, wie er die Frage löst, „ob die Verminderung im Auftreten von Augenfehlern in der Deszendenz gleichen Schritt hält mit dem Grade der Blutverdünnung beim Verwenden gesunder Blutströme“. „Hengst Valus: Kinder 50 % Blutverdünnung, mit Augenfehlern belastet noch 75%; Enkel mit fehlerhaftem Blute 25%, dagegen sind belastet 55,55%; Urenkel müßten endlich nur noch 12,5% fehlerhaft sein, sind aber tatsächlich 36,36%.“ Ohne Zweifel, sagt EHRENSBERGER, „spielt auch die individuelle Vererbungspotenz oder die sog. Dominanz der Eigenschaften des einen Elters eine große Rolle“.

Nach Betrachtung seiner Erhebungen von den Gesichtspunkten aus, die sich aus den verschiedenen bekannten Vererbungsregeln ergeben, kommt EHRENSBERGER zu dem Resultat, „daß die sog. Mosaikvererbung und neomorphe Vererbung in keinem Falle in Anwendung kommt“. (Nach EHRENSBERGER nennt man die Vererbung dann „neuschaffend oder neomorph, wenn bei den Kindern vollkommen neue Eigenschaften auftreten, die von denen der beiden Eltern abweichen. Wenn bei der Definition nicht etwas ausgelassen ist, so ist das eine seltsame Vererbungsform. A. L.) Es herrscht vielmehr „sehr oft die intermediäre Vererbung sowie die spaltende oder mendelnde Vererbung. Die Augendefekte nicht traumatischer Natur treten in den genannten Familien als mendelnde Merkmale auf, wobei die Augendefekte in allen Fällen bei der ersten und zweiten Generation beinahe vollkommen dominieren, in dritter und vierter Generation nahezu als intermediäre Mendelome bzw. als Zeamendelome zum Ausdruck kommen.“ „Die Vererbung der Augenfehler kann nicht nur eine direkte, von Generation zu Generation erfolgende sein, sondern es kommt auch ein Überspringen einer, selbst zweier Generationen, also eine latente Vererbung vor.“ „Das Geschlecht spielt bei der erblichen Übertragung insofern eine Rolle, als sie mit Vorliebe auf das entgegengesetzte Geschlecht stattfindet.“

B. Das Brechen von Blutgefäßen (Bluten) in den Nasengängen und anderswo im Kopfe.

Auch dieses Leiden hat **Robertson (1909/10)**, (**Bunsow 1910**), auf seine Erbliehkeitsverhältnisse unter Benutzung des „General Studbooks“ untersucht. Er kommt zu folgenden Schlußfolgerungen:

1. Die dem Leiden zugrunde liegende Schwäche der Blutgefäßwandungen ist erblich.
2. Diese Schwäche ist erbeinheitlich. Das alternative Allelomorph dazu ist der Normalzustand.

3. Die Schwäche ist dominant über den Normalzustand.
4. Sie ist gewöhnlich geschlechtsbegrenzt.
5. Übertragung durch die erkrankten Hengste vermehrt die Schwäche.
6. Sie nimmt ab und verschwindet schließlich, wenn sie durch eine Reihe von Generationen von gesunden Stuten vererbt wird, die aber den Faktor latent enthalten¹⁾.

C. Das Kehlkopfpfeifen oder Rohren („Roaring“).

Diese beim Pferde nicht gerade selten anzutreffende Form der Atemnot beruht auf einer erblichen Funktionsstörung oder völliger Funktionslosigkeit der halbseitigen (meist linksseitigen) Öffnungsmuskulatur der Stimmritze. **Robertson (1909/10) (Bunsow 1910)** hat die Erbliehkeitsverhältnisse dieses Leidens vornehmlich durch Erforschung des Stammbaumes der Rohrerfamilie Agnes studiert. Das Rohren ist eine erbeinheitliche Erscheinung, zu der das normale Verhalten das Allelomorph darstellt. Die Dominanzverhältnisse sind noch nicht aufgeklärt. **ROBERTSON** neigt sehr stark zu der Ansicht, für die er Gründe anführt, daß das Rohren über das normale Verhalten dominiert. Die meisten Rohrer scheinen Heterozygoten zu sein, die in der nächsten Generation spalten. Die resurgenten Normalen zeugen rein weiter, was für den rezessiven Charakter des Normalzustandes spricht.

VIII. Homo- und heterozygotische englische Jagdpferde. **Hurst.**

Nach dem Referat von F. M. in der Naturwissenschaftlichen Rundschau (1912) berichtet **HURST** (1911) Folgendes über den homo- und heterozygotischen Zustand der englischen Jagdpferde („Hunters“). Das Referat lautet wörtlich:

Der nützlichste Typus des leichten Pferdes ist der Hunter. Um eine Linie homozyger Hunter zu bekommen, forschten **HURST** und **COSSAR EWART** im „Stud Book“ und im „Racing Calendar“ nach homozygen Vollblutjagdpferden als dem günstigsten Material zur Erreichung jenes Zweckes. Nach Ausscheidung vieler Hunderter heterozyger und zweifelhafter Tiere fanden sie wirklich fünf Stuten und drei Hengste, die bei Paarung untereinander nur Pferde von dem Chasertypus (Jagdpferdtypus) gegeben haben. Die Herren haben daher dem Board of Agriculture empfohlen, einige der Nachkommen jener Tiere anzukaufen, um diese „reine Linie“ fortzupflanzen und zur Züchtung eines homozygotischen Hunters zu gelangen.

B. Die Arthybriden der Equiden.

Ich habe lange gezögert, bevor ich mich entschloß, diesen Abschnitt aufzunehmen. Wenn schon der vorhergehende Abschnitt über Vererbung beim Pferde aus dem engeren Rahmen dieses Buches etwas stark hinaustritt, so ist das bei den Artbastarden von Equiden noch viel mehr der Fall. Denn während bei den Pferdesippen die kritisch verwerteten Stutbücher für einige Fragen ziemlich zu-

¹⁾ **ROBERTSON** (1913) hat unter Beihilfe seines Sohnes inzwischen diese Frage eingehend weiter studiert und ist, namentlich mit Bezug auf die Punkte 4, 5 und 6, zu anderen Resultaten gekommen, über die wir aber nicht mehr referieren können.

verlässliche Auskunft liefern und bis zu einem gewissen Grade die experimentell gewonnenen Ermittlungen ersetzen können, so lassen uns bei den Artbastarden der Equiden zuverlässige Aufzeichnungen über die Herkunft derselben, genaue Beschreibungen der elterlichen eventuell großelterlichen Merkmale und wirklich verwertbare Charakterisierungen der Hybriden selbst fast völlig im Stich. Eine Ausnahme machen, bis zu einem gewissen Grade, bloß EWARTS Arbeiten. Ich habe fast bedauert, daß ich so viel Zeit mit dem Studium einer sehr ausgedehnten und zerstreuten Literatur von höchst zweifelhaftem Werte verloren habe. Wenn ich mich trotzdem zur Aufnahme dieser Notizen entschloß, so geschah es in der vielleicht ungerechtfertigten Hoffnung, wissenschaftlichen Interessenten an einer sich vielleicht in Zukunft stark entwickelnden Zucht von Maultieren und Zebroiden, zumal in deutschen Landen und Kolonien, zur Orientierung und Wegleitung einen kleinen Dienst zu leisten. Welche Gesichtspunkte für wissenschaftlich wirklich brauchbare Untersuchungen im allgemeinen zu befolgen sind, sollen die verschiedenen Abschnitte dieses Werkes eindringlich dartun.

a) Verzeichnis der Equidenarten und der Bastarde zwischen ihnen.

IX. Verzeichnis der Equidenarten.

Zu den Equiden gehören folgende lebende oder doch erst kürzlich ausgestorbene Arten¹⁾:

1. Untergattung *Equus*, s. str.

1. *Equus caballus* L. Das domestizierte Pferd.
2. *Equus przewalski* POL. Das Wildpferd. Asien.

Der T a r p a n wird meist als verwildertes Hauspferd betrachtet und soll mit ihm, wie nach IWANOFF übrigens auch das Wildpferd *E. przewalski*, fruchtbare Bastarde zeugen.

2. Untergattung. *Asinus*.

- | | |
|------------------------------------|-----------|
| 1. <i>Asinus africanus</i> FITZ. | } Afrika. |
| 2. <i>Asinus taeniopus</i> HEUGL. | |
| 3. <i>Asinus somaliensis</i> NOAK. | |
| 4. <i>Asinus hemippus</i> GEOFFR. | } Asien. |
| 5. <i>Asinus onager</i> BRISS. | |
| 6. <i>Asinus hiang</i> MOORCR. | |
| 7. <i>Asinus hemionus</i> PALL. | |
| 8. <i>Asinus asinus</i> L. | |

3. Untergattung. *Hippotigris*.

1. *Hippotigris grevyi*. OUST. Das Kaiserzebra. „Imperial Zebra“.
2. *Hippotigris zebra* L. Das Bergzebra. Subsp. *frederici* TROUESS, *hartmannae* MATSCH.
3. *Hippotigris foai* PR. et TROUESS. Das Angonizebra.
4. *Hippotigris quagga* GMEL. Subsp. *annectens* ROTSCH., *böhmi* MATSCH., *granti* DE WINT., *mariae* PRAZ., *gawshayi* DE WINT., *zambeziensis* TROUESS. et PRAZ., *selousi* POC., *chapmani* LAY., *wahlbergi* POC., *pococki* BRAS. et PENN., *antiquorum* H. SMITH, *burchelli* GRAY., *quagga* GM., seit ca. 20—30 Jahren ausgestorben. *H. lorenzi* LYDD., *danielli* POC.

X. Liste der Equidenbastarde.

Nach den Zusammenstellungen von K. ACKERMANN, J. C. EWART, A. GRIFFINI, HANS PRZIBRAM und RÖRIG sind, ungefähr seit Anfang des vorigen Jahrhunderts, folgende Bastarde von Equidenarten gezogen worden. (Die Liste macht auf Vollständigkeit keinen Anspruch.)

¹⁾ Über die Einteilung der lebenden Equiden sind die Systematiker sehr verschiedener Meinung, womit wir uns hier nicht zu beschäftigen haben. Ich erwähne nur, daß POCOCK, wohl mit Recht, die Abtrennung der gestreiften Formen (die man populär Zebras nennt) unter dem Namen *Hippotigris* als besondere Untergattung beanstandet, da die Streifung von geringer systematischer Bedeutung sei.

<i>Equus caballus</i>	×	<i>Equus przewalski.</i>
<i>Equus caballus</i>	×	Tarpan.
<i>Equus caballus</i> ♂	×	<i>Asinus hemionus</i> ♀.
<i>Equus caballus</i> ♀	×	<i>Asinus hemionus</i> ♂.
<i>Equus caballus</i> ♂	×	<i>Asinus asinus</i> ♀, Maulesel. <i>E. hinnus.</i>
<i>Equus caballus</i> ♀	×	<i>Asinus asinus</i> ♂, Maultier. <i>E. mulus.</i>
<i>Equus caballus</i> ♂	×	$\frac{\text{Equus caballus } \text{♀}}{\text{Asinus asinus } \text{♂}} \text{♀}$ Maultierstute.
<i>Equus caballus</i> ♂	×	<i>Hippotigris zebra</i> ♀, „Zebrinny“ nach EWART.
<i>Equus caballus</i> ♀	×	<i>Hippotigris zebra</i> ♂, „Zebrula“ nach EWART.
<i>Equus caballus</i> ♂	×	<i>Hippotigris quagga</i> , subsp. <i>burchelli</i> ♀.
<i>Equus caballus</i> ♀	×	<i>Hippotigris quagga</i> , subsp. <i>quagga</i> ♂.
<i>Equus caballus</i> ♀	×	<i>Hippotigris quagga</i> , subsp. <i>chapmani</i> ♂.
<i>Equus caballus</i> ♂	×	$\frac{\text{Asinus asinus } \text{♂}}{\text{Hippotigris zebra } \text{♀}}$ Hybr. ♀.
<i>Equus caballus</i> ♂	×	$\frac{\text{Hippotigris zebra } \text{♂}}{\text{Asinus asinus } \text{♀}}$ Hybr. ♀.
<i>Asinus asinus</i> ♂	×	<i>Asinus asinus indicus</i> ♀.
<i>Asinus asinus</i> ♂	×	<i>Asinus hemionus</i> ♀.
<i>Asinus asinus</i> ♀	×	<i>Asinus hemionus</i> ♂.
<i>Asinus asinus</i> ♂	×	<i>Hippotigris zebra</i> ♀, „Zebret“ nach EWART.
<i>Asinus asinus</i> ♀	×	<i>Hippotigris zebra</i> ♂, „Zebryle“ nach EWART.
<i>Asinus asinus</i> ♂	×	<i>Hippotigris quagga</i> , subsp. <i>burchelli</i> ♀.
<i>Asinus asinus</i> ♀	×	<i>Hippotigris quagga</i> , subsp. <i>burchelli</i> ♂.
<i>Asinus hemionus</i> ♂	×	<i>Hippotigris zebra</i> ♀.
<i>Asinus hemionus</i> ♂	×	<i>Hippotigris quagga</i> ♀.
<i>Asinus hemionus</i> ♂	×	<i>Hippotigris quagga</i> , subsp. <i>burchelli</i> (?) ♀.
<i>Asinus taeniopus</i> ♂	×	<i>Hippotigris zebra</i> ♀.
<i>Asinus taeniopus</i> ♀	×	<i>Hippotigris hemippus</i> ♂.
Hybr. $\frac{\text{Asinus asinus } \text{♂}}{\text{Hippotigris zebra } \text{♀}}$	×	Hybr. $\frac{\text{Asinus asinus } \text{♀}}{\text{Hippotigris zebra } \text{♂}}$.
<i>Hippotigris festivus</i> s. <i>burchelli</i> ♂	×	<i>Hippotigris zebra</i> ♀.

Die Artbezeichnungen der Zebraarten sind diejenigen der obengenannten Autoren. Wir haben es nicht für nötig gehalten, sie zu verifizieren. Immerhin haben wir EWARTS berühmten Matopo, den dieser als var. *Chapmani* zu *Hippotigris burchelli* stellt, mit GRIFFINI als var. *chapmani* bei *Hippotigris quagga* angeführt. Unter *H. zebra* ist wohl nicht immer ganz sicher das gewöhnliche Bergzebra, sondern gelegentlich vielleicht auch irgendeine andere *Hippotigris*-Art verstanden.

b) Die Bastarde zwischen Pferd und Esel: Maultier und Maulesel.

Der Bastard aus Pferdestute und Eselhengst heißt Maultier und der Bastard aus Pferdehengst und Eselstute Maulesel. Die beiden reziproken Bastarde galten bis anhin allgemein als in charakteristischer Weise verschieden. Man kann annehmen, daß diese Verschiedenheit reell ist, wenn auch zuverlässige Angaben über den Maulesel auffallend spärlich sind. Die wenigsten in der Literatur zerstreuten Angaben über den Maulesel beruhen auf eigenem Augenschein. Die Autoren haben einander vielfach kopiert.

**XI. Das Maultier, *Equus hybr. mulus* (französisch und englisch „mule“).
Fachliteratur. Für Zeichnungsmerkmale: Walther.**

Das Maultier ist das Kreuzungsprodukt von Eselhengst und Pferdestute. Gegenwärtig ist die Zucht desselben am verbreitetsten und gebräuchlichsten in allen an das Mittelmeer angrenzenden Ländern, sodann der Schweiz, Abessinien, Süd- und Nordamerika. Gebirgsländer und weinbautreibende Gegenden scheinen, wenigstens in Europa, bevorzugt. Die Verbreitung des Maultieres hängt im allgemeinen mit der des Esels als Gebrauchstieres zusammen. Am intensivsten und rationellsten wird die Maultierzucht seit langem in der Landschaft Poitou im südwestlichen Frankreich (jetzt in den Arrondissements Melle, Niort, in Teilen von Parthenay, in den Départements Deux-Sèvres, im Arrondissement Fontenay-le-Comte, in der Vendée, der Vienne und der Charente) betrieben.

Die Merkmale des Maultieres sind, wie nicht anders zu erwarten, außerordentlich verschieden, je nach den augenfälligen oder verborgenen erblichen Eigenschaften der Elterntiere, die zur Kreuzung benutzt werden. Und es gibt ja bekanntlich sehr viele und sehr verschiedene Pferde- und Eselrassen und -stämme. Und die meisten Pferde auch der angeblich reinsten Rassen sind sicher mit Bezug auf mehrere Außenmerkmale Heterozygoten. Das gleiche gilt für die Esel. Man trifft, wie zu erwarten, die größte Verschiedenartigkeit unter den Maultieren in den Ländern, wo man bei der Auswahl der Zuchttiere sehr wenig wählerisch ist, wie vielfach in Italien, und die größte Homogenität da, wo, wie in Frankreich (Poitou), ganz bestimmte Eselschläge und Pferdetypen für die Maultierzucht ausgewählt und zum Teil eigens gezüchtet werden. Unsere Angaben beziehen sich in erster Linie auf die Poitouzucht.

Es gibt wahrscheinlich ziemlich zahlreiche Merkmale, durch welche sich alle normalen Vertreter der Pferdesippe (*Equus caballus* L.) von allen normalen Vertretern des Eselgeschlechtes (*Equus asinus* L.) unterscheiden. Wenn man aber diese exquisit spezifischen Unterschiede genau präzisieren und beschreiben soll, so muß man sich bald davon überzeugen, daß das recht schwer ist. Solche Unterschiede beziehen sich wohl sicher auf die Stimme, die Ohrenlänge, die Form des Halses, das Kreuz auf dem Rücken des Esels, die Form des Hufes und das Schwanzhaar. Schon Charakter und Temperament bieten Schwierigkeiten. Im Norden gilt der Esel als dumm und faul. Wenn alle Menschen, denen man dasselbe vorwirft, soviel besser wären als ihr Ruf, wie man das vom Esel behaupten kann, so wäre das sehr erfreulich.

1. Leistungsfähigkeit, Charakter, Temperament. Die Leistungsfähigkeit des Maultieres wird ganz allgemein gerühmt. Auf ihr beruht eben die Maultierzucht. Nicht selten wird wegen der hohen Leistungsfähigkeit das Maultier unter den luxurierenden Bastarden angeführt. (Vgl. S. 135.) Es ist dabei etwas Gedankenlosigkeit im Spiel. Denn es müßte doch untersucht werden, ob nicht, was zurzeit das wahrscheinlichere ist, die hohe Leistungsfähigkeit eher auf einer glücklichen Kombination von Eigenschaften beider Elternarten als auf einer Steigerung der Eigenschaften des einen oder anderen Elters beruht. Wenn das Maultier auch nur einen Teil der erhöhten Zähigkeit vom Esel und nur einen Teil der beträchtlicheren Größe und Stärke vom Pferde erbt, so resultiert aus der Kombination dieser Eigenschaften allein schon eine erhöhte Leistungsfähigkeit. Ein Fachmann hat das Maultier kurz so charakterisiert: Es läuft wie das Pferd,

zieht wie der Ochse und frißt wie der Esel. Oft wird jedoch gesagt, daß es etwas langsamer und träger ist als das Pferd. Einstimmig werden gerühmt die Stärke, Zähigkeit, Ausdauer, Härte, Genügsamkeit und Anspruchslosigkeit. Es wird vielfach gesagt, daß das Maultier mit Bezug auf die Nahrung nicht nur viel weniger wählerisch ist als das Pferd und in dieser Beziehung an den Esel erinnert, sondern daß es auch genügsamer ist bei der nämlichen Arbeitsleistung. Man hat sogar eine Futterersparnis von ca. 25% gegenüber dem Pferde ausgerechnet. Was das Temperament anbetrifft, so findet man nicht selten die Angabe, daß namentlich der Hengst oft böartiger und auch wohl störrischer ist als das Pferd. Doch wird nirgends hierauf sonderlich Gewicht gelegt und meist ein großer Erfolg der Pflege und Behandlung betont.

2. Beginn und Dauer der Gebrauchsfähigkeit. Ziemlich allgemein wird angegeben, daß es beim Maultier etwas länger (ca. 4 Jahre) dauert, als beim Pferde, bis es ohne Schaden voll arbeitsfähig ist. Für leichtere Arbeit wird es aber vielfach, z. B. in Frankreich, schon im Alter

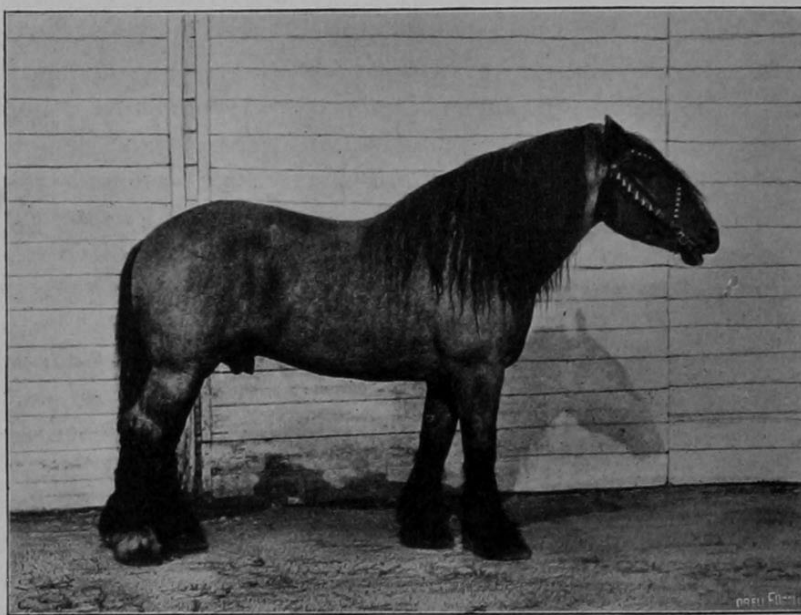


Fig. 190.

Prämiiertes Mulassierhengst von Poitou (1910). Nach einer von Prof. ROZERAY in Niort erhaltenen Photographie.

von 1½ Jahren verwendet. Ganz allgemein wird hervorgehoben, daß das Maultier durchschnittlich viel länger gebrauchstüchtig bleibt und auch älter wird als das Pferd.

3. Widerstandskraft gegen Krankheiten. Ganz allgemein wird angegeben, daß diese Widerstandskraft eine auffallend große ist. Eine Ausnahme sollen Rotz und Influenza machen, für welche die Maultiere besonders leicht empfänglich sind und denen sie auch besonders leicht erliegen.

4. Deckung von Eselhengst und Pferdestute. Diese Paarung erfolgt ohne sonderliche Schwierigkeiten. Je beträchtlicher der Größenunterschied ist, um so mehr freilich sind gewisse Vorrichtungen, Vorkehrungen und erleichternde Manipulationen nötig oder nützlich. Viele gute Ratschläge, an denen es namentlich bei den Kleinzüchtern natürlich nicht fehlt, sind freilich halt- und nutzlos und gehören in das Gebiet des Aberglaubens.

5. Der Gang bzw. das Auftreten. Das Auftreten der Maultiere, zumal im unebenen Gelände, ist ganz zweifellos viel sicherer als das des Pferdes und der Gang, ich möchte sagen, elastischer. Er ist ja beim Esel am meisten elastisch. Die Maultiere sind, trotz ihrer beträchtlicheren Größe, fast

so gute und sichere Kletterer wie die Esel. Sie scheuen nicht wie die Pferde. Sie sind die Saumtiere des Gebirges par excellence. So viel ich weiß, ist in allen Alpenländern die Gebirgsartillerie mit

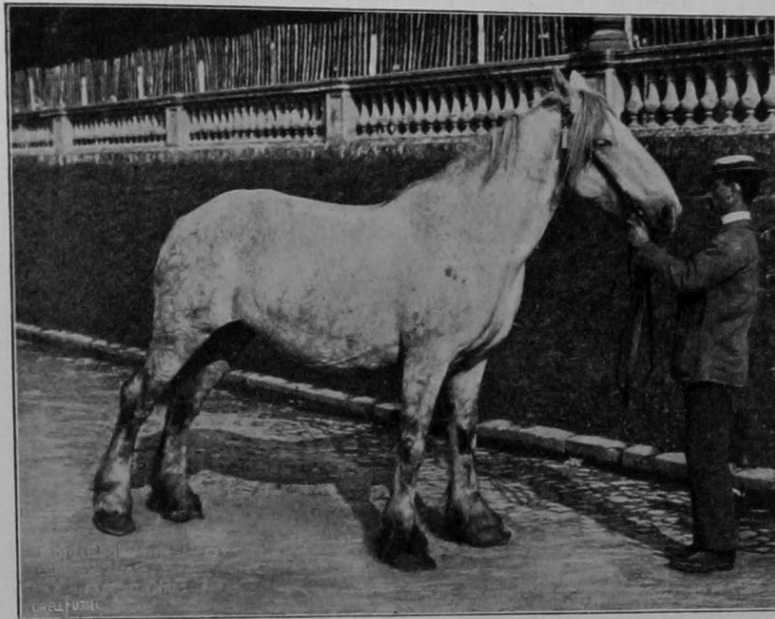


Fig. 191.

Prämierte Mulassière-Stute von Poitou. Photographie (1910) von Prof. ROZERAY



Fig. 192.

Prämierte Maultierstute von Poitou. Photographie (1910) von Prof. ROZERAY.

Maultieren bespannt. Inwieweit diese Sicherheit des Auftretens mit der Form der Hufe zusammenhängt, müßte erst genau untersucht werden.

6. Körpergröße. Nach den meisten Angaben nähern sich hierin die Maultiere mehr „dem Pferd“ als „dem Esel“. Solche Angaben von der größeren oder geringeren Ähnlichkeit „des

Maultieres“ mit „dem Pferde“ oder „dem Esel“ sind für den ganz primitiven Zustand der Maultierkunde bezeichnend. Welches ist die Größe „des Pferdes“, welches diejenige „des Esels“? Sozusagen

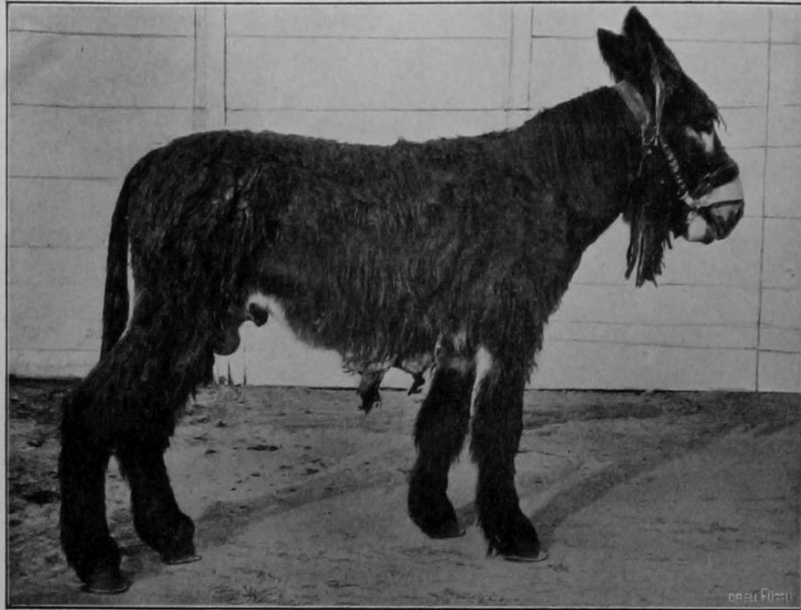


Fig. 193.

Prämierter Eselhengst (Baudet) von Poitou. Nach einer von Prof. ROZERAY in Niort erhaltenen Photographie (1910).

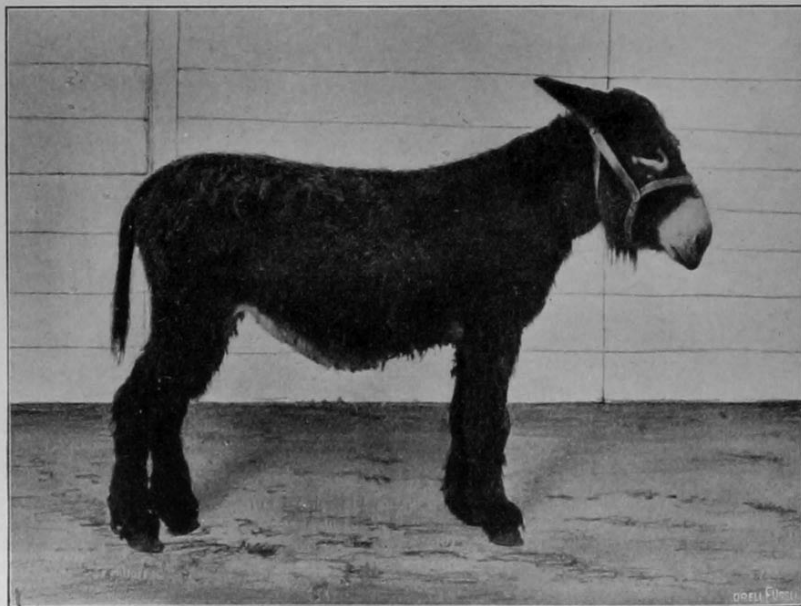


Fig. 194.

Prämierte Eselsstute von Poitou. Nach einer von Prof. ROZERAY erhaltenen Photographie (1910).

nirgends beruhen die Angaben auf wirklichen Messungen der Bastarde und ihrer Eltern oder gar der elterlichen Rassen. Und doch wissen wir, daß es Pferderassen gibt, wie die Shetland Ponies, die nur

0,8—1,2 m hoch werden, während z. B. die Poitou-Eselhengste eine Widerristhöhe von 1,5 m und gelegentlich vielleicht etwas darüber erreichen. So viel scheint sicher, daß die Größe der Maultiere einer solchen gesprochen werden darf, nie ganz erreichen, wenn sie sich ihr in ihrer Größe auch nähern. Zur Kreuzung werden nur große Esel verwendet, um ansehnlich große und kräftige Maultiere zu erzielen. Der in Poitou zur Verwendung gelangende, wie es scheint ziemlich rassige Esel (Fig. 193, 194) ist ein großer Schlag. Zuchthengste („Baudets“) von 1,52 m Widerristhöhe sind keineswegs Seltenheiten. Die in Poitou zur Zucht verwendeten Pferdestuten, „Mulassières“ (Fig. 191) genannt, sind mittelgroße Kaltblüter, ein Gemisch von Percherons (vorwiegend), Boulonnais und wohl noch anderem „Blute“. Man sucht dort immer mehr eine besondere, reine Mulassiersrasse zu züchten, welche sich einerseits ganz besonders gut zur Maultierzucht eignet und andererseits als Gebrauchs- und Zugpferd sehr gute Dienste leistet. Nach A. ROZERAY (1903) haben die in Poitou zur

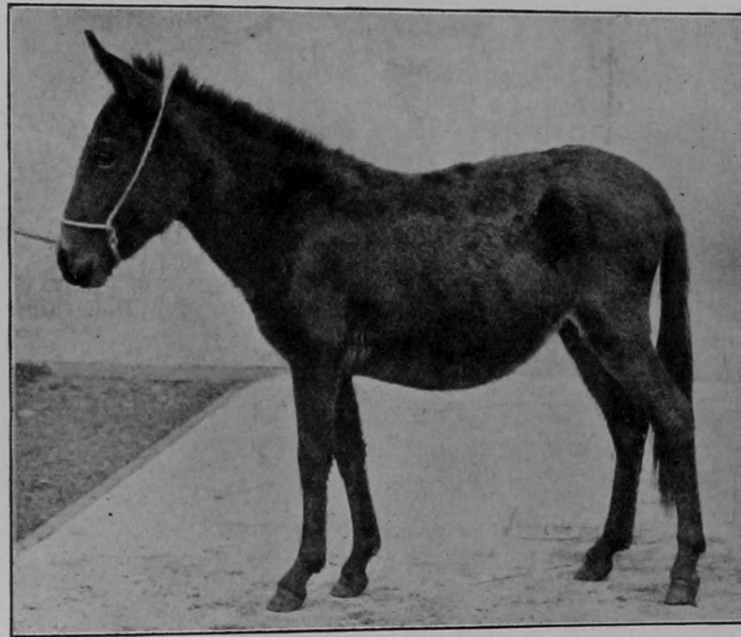


Fig. 195.

Maultier von einem Forest Eselhengst und einer „flea bitten“ New Forest Ponystute (1895). Nach EWART, 1899.

Zucht verwendeten Mulassiershengste und -stuten (Fig. 190, 191) eine Widerristhöhe von bis 1,8 m bzw. 1,62—1,65 m, während die daraus gezogenen Maultiere (Fig. 192) eine solche von über 1,65 m besitzen. Die sechs von MAX MÜLLER (1910) im HAGENBECKSchen Tierpark gemessenen amerikanischen Maultiere (Eltern unbekannt) hatten im Mittel eine Widerristhöhe von 1,68 m. Nach BÖDEKER (1908) ist der Mulassierhengst ein schweres, großes Tier von durchschnittlich 1,65—1,75 m Widerristhöhe. Bei der Mulassierstute schwanken die Maße zwischen 1,55 und 1,65 m Widerristhöhe. Von den um 1908 zum Zuchtverband in Poitou gehörigen Baudets (Durchschnitt 1,40—1,50 m) sollen 20 sogar über 1,50 m messen. Die Poitueselin hat 1,35—1,45 m Widerristhöhe im Durchschnitt. Nach demselben Autor, dessen Gewährsmann HAILER ist, beträgt die durchschnittliche Widerristhöhe des Poitou-Maultieres 1,70 m. — Der Poituesel gilt als der kräftigste Schlag der Welt.

7. Allgemeine Körperform. *Habitus.* Ziemlich allgemein wird angegeben, daß das Maultier nicht nur in der Größe, sondern auch in der Gestalt, mit dem Pferd bedeutend mehr übereinstimmt als mit dem Esel. Nach meiner eigenen, beschränkten Erfahrung (Italien, Schweiz) ist das zutreffend. Sofern unsere Abbildungen (Fig. 192, 195, 196, 198, 199) typisch sind, mag der Leser

selbst urteilen. In der Beurteilung des Habitus spielt freilich das subjektive Moment eine große Rolle. Man hat kaum den allerersten Anfang gemacht, das Gesamtbild in seine einzelnen Komponenten, die natürlich auch physiologisch-korrelativ zueinander in Beziehung stehen, aufzulösen und sie beim Bastard und den beiden Typen in biometrisch korrekter Weise zu vergleichen. Es ist deshalb ganz unnütz, von diesen Dingen hier schon zu sprechen. Vom Halse wird z. B. vielfach angegeben, daß er beim Pferde nach oben, beim Esel aber nach unten gekrümmt sei. Die Sache erscheint mir, wenigstens in dieser Allgemeinheit, sehr zweifelhaft. Man sieht Esel mit deutlich nach oben gekrümmtem Halse und bei den meisten ist vielleicht die Rückenlinie des Halses *g e r a d e*. Beim Maultier ist der Hals wohl immer, wie beim Pferde, wenn auch etwas weniger, nach oben konvex.

Nach DARWIN, der sich hauptsächlich auf COLIN, FLOURENS und BECHSTEIN beruft, hat der Esel ein Übergewicht über das Pferd, wobei aber der Maulesel dem Esel viel ähnlicher ist als das Maultier.



Fig. 196.

Ein geflecktes Maultier („Calico“) von einer Pinta-Ponystute. Nach einer von EWART erhaltenen Photographie. Spiegelbildliche Darstellung der *l i n k e n* Körperseite.

Dagegen sagt EWART wiederholt, indem er selbst Ausnahmen von der vermeintlichen Regel konstatiert (Fig. 195, 196), daß nach der allgemein verbreiteten Ansicht (? A. L.) das Maultier mehr dem Vater als der Mutter ähnlich sei, während der Maulesel mehr von der Mutter habe.

Er versichert dagegen, daß das durchaus nicht immer zutreffend sei und publiziert eine Photographie eines gefleckten Maultier-Schimmels („A Calico or Painted Mule“), welcher mit Ausnahme der Ohren, Hufe und des Schwanzes fast für einen indischen Pinta-Pony gehalten werden könnte. Die Mutter war in der Tat ein solcher Pony. Die Abbildung ist so interessant, daß ich mir nicht versagen kann, sie zu reproduzieren (Fig. 196). Als Gegenstück dazu diene eine andere, ebenfalls von EWART veröffentlichte Figur. Sie stellt ein Maultier dar (Fig. 195), dessen Mutter ein New Forest Pony war und das mehr nach der Seite des Vaters neigt, als es gewöhnlich bei Maultieren der Fall zu sein scheint. Was die reziproke Kreuzung anbetrifft, so erzählt EWART (1900), daß er kürzlich selbst einen Maul-

esel („hinny“) gezüchtet habe, welcher mehr Esel als Pferd war. Er gibt leider keine Abbildung dieses Tieres.

8. Die Ohren. Soweit mir die Literatur bekannt ist, fehlt es auch hier sogar an ganz elementaren Versuchen, die Ohrenlänge der Maultiere mit derjenigen der in Betracht kommenden elterlichen Typen zu vergleichen. Gewöhnlich wird angegeben, daß die Ohren beim Esel halb so lang oder gar etwas mehr als halb so lang wie der Kopf sind, während sie beim Pferde die halbe Kopflänge lange nicht erreichen. Beim Maultier ist ihre relative Länge wohl ziemlich streng intermediär. Die halbe Kopflänge erreichen sie nie.

9. Die Behaarung. Der Poitou-Esel (Fig. 193, 194) trägt am ganzen Körper, auch an den Ohren, langes zottiges Wollhaar. Das Mulassierpferd (Fig. 190, 191) hingegen ist, mit Ausnahme des stark entwickelten Fußbehanges und selbstverständlich der Mähne und des Schweifes, kurz und glänzend glatthaarig. Die Maulpferde sind wie die mütterliche Pferdeart kurz und glatthaarig (Fig. 192, S. 799). Der Fußbehang ist sogar kürzer als bei der Mulassiere. Die Dominanz der Kurzhaarigkeit über die Langhaarigkeit ist eine der ganz wenigen, ziemlich sicher ermittelten Vererbungserscheinungen. Hierin stimmen unsere Equiden mit den übrigen Säugetieren überein. Ich sage ziemlich sicher, denn ich habe auch Photographien von zottig-haarigen Poitou-Maultieren gesehen. Die Erklärung der gelegentlichen Langhaarigkeit beim Poitou-Maultier könnte freilich eine sehr einfache sein.

10. Die Haarfarbe und Zeichnung (exklusive Kreuz). Über die Vererbung der Haarfarbe bei der Kreuzung von Pferd und Esel weiß man, nach der mir zur Verfügung stehenden Literatur zu urteilen, noch sehr wenig. Der Poitou-Esel ist dunkelbraun bis schwarz. Die Mulassiers kommen in verschiedenen Farben vor. Schimmel sind gar nicht selten, und Schecke fehlen ebenfalls nicht. Auch bei den Poitou-Maultieren sind die Farben wechselnd und kommen Schimmel und sogar Schecke nicht selten vor. Nichts spricht gegen, manches für die Annahme, daß bei der Kreuzung von Pferd und Esel die Erblichkeitsverhältnisse der Farben dieselben sind wie innerhalb der Pferderassen.

Über die Erblichkeitsverhältnisse von Zeichnungsmerkmalen bei der Kreuzung von Pferdestuten mit Eselhengsten finde ich einiges bei **Walther (1912)**. Er hat bei seinen Nachforschungen, hauptsächlich über das Koptchaner Gestüt (1768—1776), einige Gesetzmäßigkeiten in zuverlässiger Weise ermittelt.

A. Plattenscheckung. Faktor *E* (siehe S. 773). Drei Pferdestuten mit Plattenscheckung, bei denen diese Scheckung sicher heterozygotisch war, wurden mit ungescheckten Eselhengsten gekreuzt. (Beim Esel scheint überhaupt weder Platten- noch Schabrackenscheckung irgendwie vorzukommen.) Sie brachten im ganzen 15 Maultierfohlen, davon 6 Schecke und 9 Nichtschecke, zur Welt. (Danach ist auch bei dieser Artkreuzung die Plattenscheckung dominant, denn wenn die Nichtscheckung dominant wäre, so müßten, da ja die Eselhengste homozygotisch nichtscheckig sind, sämtliche Maultierfohlen ungescheckt ausfallen.)

B. Schabrackenscheckung oder Tigerung. Faktor *F* (S. 775). Sieben für Schabrackenscheckung heterozygotische Pferdestuten gebaren nach der Paarung mit nicht getigerten Eselhengsten im ganzen 17 Maultierfohlen, von denen 7 getigert und 10 nicht getigert waren. Auch hier erweist sich die Tigerung als dominant. Ein Ausnahmefall, der verzeichnet ist, beruht nach **Walther** wahrscheinlich auf fehlerhafter Eintragung. (Ein getigertes Maultierfohlen, das angeblich von einer nicht getigerten Pferdestute und einem Eselhengst fiel.)

C. Die weißen Abzeichen des Pferdes. **Walther** eruiert die Resultate zahlreicher Kreuzungen von vielen Eselhengsten, die ohne Abzeichen

waren, mit Pferdestuten, von denen ein großer Teil Abzeichen trug. Von 249 aus solchen Kreuzungen resultierenden Maultierfohlen zeigte kein einziges weiße Abzeichen. Bei der Kreuzung Pferd ♀ × Esel ♂ verhalten sich also die weißen Abzeichen rezessiv. Wahrscheinlich kommen bei den Maultieren überhaupt keine solchen Abzeichen vor. Dieses Resultat ist um so interessanter, als es WALTHER nicht gelungen ist, bei der Kreuzung Pferd mit Pferd irgendeine Gesetzmäßigkeit in der Vererbung der weißen Abzeichen nachzuweisen.

Wir verweisen den Leser nochmals auf die Abbildung (Fig. 196) jenes sehr interessanten, gefleckten Maultieres („Calico“), welches nach J. C. EWART (1900) eine ganz ähnlich gefleckte Pinta-Ponystute zur Mutter hatte.

11. Das Eselskreuz und der Aalstrich. Der Esel hat bekanntlich ein schwarzes (oft sehr deutliches, oft sehr undeutliches) Kreuz auf dem Rücken, einen mediodorsalen, schwarzen Längstreifen und einen diesen kreuzenden, schwarzen Querstreifen in der Schultergegend. Dieser letztere dürfte einem der Schulterstreifen der Tigerpferde (Zebras, Quaggas) entsprechen. Nach vielen Angaben ist der Rückenstreifen beim Maultier als Erbteil des Esels eine recht häufige Erscheinung. Immerhin darf nicht verschwiegen werden, daß der dunkle Rückenstreifen (der sogenannte Aalstrich) auch bei Pferden, besonders bei Falben und vielen Ponys, die nicht das geringste Eselblut führen, gar nicht selten vorkommt, hie und da in Begleitung eines mehr oder minder deutlichen Schulterstreifens.

12. Der Schweif. Ein charakteristischer Unterschied zwischen dem Pferde einerseits und dem Esel, ja allen anderen Equiden andererseits ist der, daß bei ersterem der Schwanz von der Wurzel an lang behaart ist, während er bei allen übrigen Equiden an der Wurzel kurzhaarig und nur distalwärts langhaarig ist. Vom Maultierschweif wird gewöhnlich angegeben, daß er an der Wurzel kurzhaarig ist. Jedenfalls ist er hier stets bedeutend kurzhaariger als der des Pferdes. Es ist bei dieser Gelegenheit zu erwähnen, daß als seltene (ob erbliche?) Varietät auch beim Pferde ein an der Wurzel ganz kurzhaariger Schwanz vorkommt.

13. Der Huf. Pferd und Esel unterscheiden sich sehr markant durch ihre Hufe. Der Huf des Pferdes ist im allgemeinen auch relativ bedeutend größer und breiter als der des Esels. Freilich herrscht innerhalb einer jeden Art je nach den Rassen und Stämmen eine beträchtliche Verschiedenheit. Der Huf der Maultiere scheint im ganzen intermediär zu sein. Einzelne Autoren glauben indessen beobachtet zu haben, daß er sich mehr dem Eselhufe nähert. Ziemlich allgemein scheint man bei der Maultierzucht auf Größe und Breite der Hufe der Zuchttiere viel Gewicht zu legen, wenigstens da, wo man gute Last- und Zugtiere erhalten will. In Poitou, wo man es auf einen schweren, großen, starken und kräftigen Maultierschlag abzielt, achtet man bei der Zucht der Mulassiers (Fig. 190, 191, S. 798 u. 799) auf einen großen, breiten Huf und auch der zur Zucht benutzte Eselhengst hat relativ recht große Hufe. Genauer über die Vererbungsverhältnisse des Hufes ist wohl nicht ermittelt worden.

14. Die Kastanien. So nennt man haarlose Horngebilde, die an der Hinterseite der Extremitäten der Equiden in der Nähe der Hand- und Fußwurzel vorkommen und in Form und Größe, nicht in ihrer Lage, sehr variabel sind. Bisweilen erinnern sie in ihrer Form an die der Früchte, deren Namen sie tragen. Beim Hauspferde (*Equus caballus*) und beim Wildpferde (*E. przewalski*) kommen Kastanien an allen vier Beinen vor, bei den Eselarten und den Tigerpferden nur an den Vorderbeinen. Beim Pferde sind die hinteren wohl immer kleiner, bisweilen rudimentär. Gelegentlich fehlen die hinteren auch beim Pferde ganz und das Fehlen scheint bei gewissen Stämmen oder Rassen die Regel, also erblich, zu sein. Nichts ist geeigneter, den beschämenden Zustand besser zu demonstrieren, in dem sich unsere wissenschaftliche Kenntnis von den Vererbungserscheinungen bei der Kreuzung von Pferd und Esel befindet, als ein Durchstöbern der Literatur nach Angaben über diese Gebilde. Nach ZÜRN besitzt das Maultier nur an den Vorderbeinen Kastanien, der Maulesel hingegen an allen vier. Umgekehrt neigt MAX MÜLLER nach seinen Beobachtungen der Ansicht zu, daß in den allermeisten Fällen die Maultiere vier und die Maulesel meist nur zwei Kastanien besitzen. „Und zwar wird dies weniger von dem Esel, als vielmehr von dem zur Kreuzung benutzten Pferde abhängen.“

Wird der Eselhengst mit einer schweren, kaltblütigen Pferdestute, die ja fast immer vier große, stark ausgebildete Kastanien besitzt, gepaart, so wird der Nachkomme auch an den Hinterextremitäten zwei deutlich erkennbare Kastanien, also vier besitzen. Paart man hingegen den Eselhengst mit einer mehr orientalischen Pferdestute, die meist nur an den Vorderbeinen zwei wohlausgebildete, an den Hinterextremitäten jedoch keine oder nur zwei sehr kleine Kastanien hat, so wird das Zeugungsprodukt meist nur vorn zwei normale Kastanien besitzen, während die hinteren gar nicht sichtbar vorhanden oder nur ganz klein sind.“ Aber was helfen hier die Mutmaßungen, wo nur Beobachtungen und Untersuchungen, die gerade im vorliegenden Falle doch so leicht wären, uns belehren können. Aber mir ist keine einzige Beobachtung aus der Literatur bekannt, wo der Befund an einem oder mehreren Maultieren mit den Befunden an den beiderseitigen Eltern verglichen worden wäre, von der Berücksichtigung der Rassen oder statistischen Erhebungen gar nicht zu reden.

15. Die Zahl der Lendenwirbel. Bei MAX MÜLLER (1910, S. 40) finde ich (nach eigener Feststellung?) folgende Angaben: „Mit der Zahl der Lendenwirbel verhält es sich ganz ähnlich, wie mit der Zahl der Kastanien. Das okzidentalische Pferd besitzt bekanntlich sechs, das orientalische meist fünf und der Esel nur fünf Lendenwirbel. Die Kreuzungsprodukte zwischen Pferd und Esel, das Maultier, hat meist sechs und der Maulesel meist nur fünf Lendenwirbel.“ Nach HAILER besitzt das Maultier in der Regel nur fünf Lendenwirbel wie der Esel. Aber beim Poitou-Maultier treffe man oft sechs Wirbel, von welchen allerdings der sechste manchmal nur angedeutet sei.

16. Die Stimme. Gewöhnlich findet sich die Angabe, daß das Maultier in der Stimme an den Esel erinnert, während der Maulesel wie das Pferd wiehert, woran sein Speziesname, *E. hinnus* (hinnire, wiehern), erinnern soll. Mit dieser gewöhnlichen Darstellung stimmen neuere Mitteilungen wenig überein. HAILER sagt nach BÖDEKER (1908) vom Poitou-Maultier: „Die Stimme nähert sich bei einigen dem Gewieher der Pferde oder dem Geschrei des Esels (ohne dessen Pause zum Atemholen), in der Regel aber hält sie sich in der Mitte zwischen beiden.“ Und MAX MÜLLER (1910): „Der Maulesel hat mehr die Stimme des Pferdes, aber auch Maultiere wiehern zuweilen gleich dem Pferde, während andere gleich dem Esel kreischen. Bald wird also die Stimme mehr vom Vater, bald mehr von der Mutter vererbt, darüber besteht wohl keine Regel.“

XII. Der Maulesel, *Equus hybr. hinnus* (Fig. 197, französisch „bardot“ oder „bardeau“, englisch „hinny“). Fachliteratur. Max Müller, v. Nathusius.

Der Maulesel ist das Kreuzungsprodukt von *Pferdehengst* und *Eselstute*. Er ist nur sehr wenig genau bekannt. Es fehlt noch mehr als beim Maultier an exakten, zuverlässigen Untersuchungen eines größeren Materials und Vergleichen mit den wirklichen Eltern oder elterlichen Pferderassen. Wegen seines wirklich oder angeblich geringen Nutzwertes wird er, wenigstens heutzutage, fast nirgends mehr gezüchtet. Als Länder, wo dies noch geschieht, werden Spanien und Abessinien bezeichnet. Während die Paarung des Eselhengstes mit der Pferdestute sich im allgemeinen ohne erhebliche Schwierigkeiten vollzieht, soll sich der Pferdehengst nicht leicht und nur ungern mit der Eselstute paaren. Die Eselin ist länger trächtig am Maultier- als am Eselstute. Genauere Angaben habe ich nicht gefunden.

Nach den älteren Darstellungen läßt sich der Maulesel etwa folgendermaßen kurz charakterisieren. Er ist weder so kräftig noch so ausdauernd wie das Maultier. Er ist so träge wie seine Mutter. Auch in der Größe bleibt er bedeutend hinter dem Maultier zurück und gleicht hierin der Mutter, wie auch in der Länge der Ohren, die relativ (mit Bezug auf die Länge des Kopfes) länger sind als beim Maultier, während sie die Länge der mütterlichen Ohren freilich nie erreichen. Der

Kopf hat sonst mehr Ähnlichkeit mit dem des Pferdes. Der Schwanz soll in der ganzen Länge behaart sein, doch sollen die Haare an dessen Basis meist bedeutend kürzer sein. Die Stimme ist das Wiehern des Pferdes. Über die Kastanien, die Lendenwirbel und die Stimme siehe auch die Angaben beim Maultier.

Neuerdings (1910) hat **Max Müller** Gelegenheit gehabt, fünf abessinische Maulesel im HAGENBECKSchen Tierpark zu „beurteilen“, deren Eltern ihm freilich unbekannt waren. Dadurch erscheint der Wert seiner Angaben etwas beeinträchtigt. Bei einem Vergleich mit dem Maultier hebt er hervor, daß, während dieses physiologisch und psychologisch mehr Ähnlichkeit mit dem Esel hat, der Maulesel in dieser Beziehung dem Pferde wohl näher steht als dem Esel. Was die Kopfform und den Gesichtsausdruck anbetrifft, so findet **MAX MÜLLER**, daß sie beim Maultier im allgemeinen mehr dem Pferd und beim Maulesel mehr dem Esel gleichen. Beim Maultier ist der Widerrist nach **MÜLLER** zuweilen hoch und lang wie beim Pferd, beim Maulesel ebensowenig hervortretend wie beim Esel.

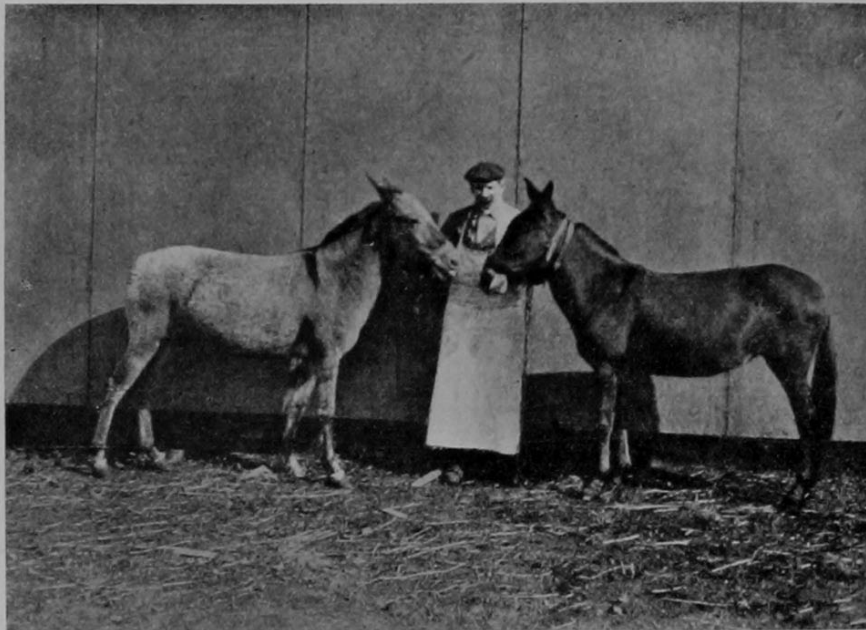


Fig. 197.

Zwei abessinische Maulesel aus HAGENBECKS Tierpark in Stellingen-Hamburg. Nach **MAX MÜLLER**, 1910.

MÜLLER macht auch Angaben über die Verschiedenheiten der Hinterhand, der Kruppe und des Fundamentes. Bezüglich der Hufform und der Huteigenschaften überhaupt kommt er zu dem Resultat, daß sie beim Maultier durch den Eselhengst und beim Maulesel durch den Pferdehengst in höherem Maße erblich beeinflußt werden als durch die Muttertiere.

Wir reproduzieren die in der **MAX MÜLLER**schen Abhandlung enthaltene Abbildung von zwei Mauleseln (Fig. 197). Danach erscheinen die Tiere weit weniger esel- und viel mehr pferdeähnlich, als man nach den meisten Beschreibungen erwarten müßte. Auch die Ohren sind nicht länger, eher weniger lang als beim Maultier. Wenn ich die Figuren recht deute, so zeigen beide Tiere sehr deutliche Schulterstreifen.

Schon im ersten Hauptteil (Art. XXXVII, S. 134, Anm.) habe ich erwähnt, daß, nach **PLATE**, Prof. v. **Nathusius** neuerdings, nach Beobachtung mehrerer Mauleselexemplare im Haustiergarten der Universität Halle, daran zweifeln soll, daß ein scharfer Unterschied zwischen Maulesel und Maultier existiert. Kollege **STROHL**, der sich bei der Durchsicht des Korrekturbogens über diese Notiz gewundert hat, macht mich auf gewisse Angaben über physiologisch-psychische Verschiedenheiten zwischen den beiden reziproken Bastarden aufmerksam, die ihm aus der Literatur bekannt sind.

L. REINHARD (Kulturgesch. der Nutztiere, S. 174) erwähnt, daß nach DOBRIZHOFFER sich die Maulesel zu den Eseln, die Maultiere zu den Pferden halten. In der dreibändigen Geschichte der Abiponer (Paraguay) des Abbé MARTIN DOBRIZHOFFER (1783), auf die sich jene Angabe wohl bezieht, findet sich nach STROHL (Bd. 1, S. 313/314) über den Maulesel folgende Bemerkung: „Wie wohl dieses Maultier von einem Hengste erzeugt und von einer Eselin geworfen wurde und an seinem Körperbau und seiner Gestalt von den Pferden, die Ohren ausgenommen, in nichts unterschieden war, so trug es dennoch vor den Pferden einen gewissen Abscheu und gesellte sich immer zu den Eseln, wenn es deren einige erblickte oder roch.“

XIII. Die Fruchtbarkeit der Bastarde von Pferd und Esel. Paviot, Waldow v. Wahl, Gunn.

Die Maultiere gelten allgemein als untereinander vollständig unfruchtbar und ebenso die Maulesel. Ich fand auch die



Fig. 198.

Ein ägyptisches Maultier und sein Junges. Nach PAVIOT.

Bemerkung, daß Maultiere und Maulesel untereinander unfruchtbar sind. Doch vermißte ich in der von mir konsultierten, neueren Literatur irgendwelche auf eigener Erfahrung beruhende, genauere Angaben oder Hinweise auf von anderen angestellte Zuchtversuche. Der Geschlechtstrieb scheint sich beim Maultier in beiden Geschlechtern zu äußern. Doch auch hierüber fehlen zuverlässige und sachkundige Ermittlungen in der mir zugänglichen Literatur. Nach POLLS Untersuchungen gehört der Maultierhengst zu der Gruppe seiner dimitotisch steironothenen Bastarde, bei denen es in den Hoden nie zur Bildung reifer Spermien kommt, indem die Spermatogenese stets an der letzten (zweiten) Reifungsteilung scheitert. Damit stimmt durchaus, daß kein irgendwie glaubwürdiger Fall

einer fruchtbaren Rückkreuzung eines Maultierhengstes mit einer Pferde- oder Eselstute bekannt geworden ist. Dagegen kann es als sicher gelten, daß Pferdehengste und auch Eselhengste gelegentlich mit Maultierstuten gesunde, lebenskräftige Junge zeugen. (Vgl. auch IWANOFF, 2. Anhang zu den Säugetieren, S. 888.)

Mehrere solche Fälle hat ACKERMANN (1898) zusammengestellt. In der neuesten Zeit sind, so viel ich weiß, zwei Fälle bekannt geworden, an deren Authentizität man wohl um so weniger zweifeln darf, als die betreffenden Maultiermütter mit ihren von Eselhengsten gezeugten Jungen photographiert und die Photographien in autotypischen Reproduktionen veröffentlicht worden sind. Auch ich will



Fig. 199.

Eine trächtige Maultiermutter mit ihrem Fohlen. Rechts das etwas größere Fohlen. Estancia Capao alto. Rio Grande do Sul. Brasilien. Nach W. WALDOW VON WAHL 1907.

die betreffenden Figuren dem Leser vorführen und es ihm zugleich überlassen, das Aussehen dieser P_1 - F_1 -Hybriden zu beurteilen.

Der erste Fall ist unter dem Titel „Une mule féconde“ im Jahre 1904 in der Nummer 1617 der französischen Zeitschrift „La Nature“ von dem Ingenieur **Paviot** in Fachen, Ober-Ägypten, publiziert worden. Das Maultierjunge, das er im Alter von ca. 9 Monaten kennen lernte, bezeichnet **Paviot** als einen „fort joli baudet“. Kopf und Schultern seien eselähnlich, während Kruppe und Hintergestell vom Maultier seien. Vorn sei das Füllen mit dem schwarzen Haar der Esel bedeckt, Bauch und Beine tragen dagegen das rote („roux“) und lange Haar der Maultiere. Der Schweif sei lang und besetzt („fournie“) wie der eines Füllen („poulain“). Das Tier entwickle sich tadellos („se développe à merveille“). Daß man aus diesen Angaben besonders klug werde, läßt sich leider nicht sagen. Der zweite Fall wurde von **H. Waldow von Wahl** (Fazenda Setta Branca, Rio Grande do Sul, Brasilien) unter dem Titel „Fruchtbare Maultiere“ im „Jahrb. f. wissensch. u. prakt. Tierzucht“ von R. MÜLLER, 2. Jahrg., 1907, S. LI—LIV, publiziert. Der Verfasser sah am 3. Dezember 1906 in der Estancia „Capao alto“ des Herrn **BELIZARIO AMADO** ein trächtiges, 6—7 Jahre altes Maultier (auf der Figur 199 links) mit seinem auffallend schönen 3½-jährigen, von einem Eselhengst gezeugten, weiblichen Fohlen

(auf der Figur rechts). Von Mutter und Tochter sagt WALDOW VON WAHL, daß sie ihm geradezu lächerlich gleich erschienen. „Ich habe nie zwei ähnlichere Tiere gesehen — mit dem einzigen Unterschiede, daß das Fohlen ein wenig größer war als die Mutter und daß das Bild natürlich gewisse Verschiedenheiten aufwies zwischen der tragenden Stute und dem noch nicht ausgewachsenen Fohlen. Beide aber hatten eine bei Maultieren ganz ungewöhnliche, bestechende, schwunghafte und gleichartige Trabaktion. Beide hatten dieselbe seltene Farbe Pinhao requemadas (etwas stumpf kastanienbraun abgeschattiert) mit hellgrauem Maul, drei hellen Beinen und einem schwarzen rechten Vorderknie, und beide zeigten an der rechten Hüfte denselben talergroßen, hellen Fleck.“ Mutter und Tochter hielten sich stets eng zusammen.

WALDOW VON WAHL berichtet in dem gleichen Artikel noch von einem weiteren Fohlen einer Maultierstute, dessen Vater aber ein Pferdehengst gewesen sein soll. Das Tier, das er indes nicht selbst gesehen hat, stand bei Sao Francisco de Assis. Der Besitzer, Herr FÓÃO MOREIRA MAUSO, schrieb ihm über den Fall: „Eine meiner Mulas brachte in der Tat im Januar 1903 ein Fohlen nach einem Pferdehengst. Das letztere ist heiter und wohl entwickelt und wird bereits geritten. Es hat im allgemeinen die charakteristischen Eigenschaften der Maultiere, jedoch den Kopf eines Pferdes. Am auffallendsten aber ist die Tatsache, daß das Fohlen eine lange und volle Mähne hat. Dies Jahr habe ich die Muttermula mit einem Hengst gesondert eingesperrt und die Genugtuung gehabt, daß sie wieder aufnahm und jetzt tragend ist, und zwar bereits so hochtragend, daß Sie sich leicht überzeugen können.“

Wenn nun auch wohl nach den vorstehenden Mitteilungen an der Mutterschaft von Maultierstuten nicht zu zweifeln ist, so erscheint doch die Vaterschaft des Pferdehengstes nicht genügend verbürgt. Namentlich in dem von WALDOW VON WAHL beobachteten Falle möchte man eher an einen Pferdehengst als Vater denken. VON WAHL wundert sich selbst, „daß das Maultier, mit dem Esel gepaart, nicht ein kleineres, eselähnlicheres Produkt brachte“.

Wie ich nachträglich sehe, hat, nach EWART, der Veterinärhauptmann **W. D. Gunn** 1898 im „Field“ über die Geburt eines männlichen Füllens von einer Maultierstute, die im Staate Kapurthala (Indien) erfolgt war, berichtet. Auch GUNN hat Photographien aufgenommen. EWART erwähnt diese Mitteilung in seinen „Penycuik Experiments“ p. XC—XCI.

Herr Kollege STROHL macht mich auf ältere Literaturangaben (namentlich FRÉDÉRIC CUVIER, 1824) aufmerksam, in denen der Meinung Ausdruck gegeben wird, daß der Grad der Fruchtbarkeit der Artbastarde mit klimatischen Faktoren zusammenhänge, und daß er in heißen Gegenden ein größerer sei. Dagegen wundert sich EWART (1899) darüber, daß die Maultiere immer nur in weit entfernten Gegenden gebären.

Wir haben uns im vorstehenden Kapitel Mühe gegeben, zusammenzustellen, was über die Kreuzung von Pferd und Esel bekannt ist und haben dabei das einigermaßen sicher Ermittelte besonders berücksichtigt. Überblicken wir diese Zusammenstellung und fragen wir nach den zuverlässigen Resultaten, die für eine moderne, exakte Vererbungslehre wichtig und verwendbar sind, so muß man schon sagen, daß diese Ergebnisse geradezu kläglich sind. Es muß alles mit den modernen Mitteln der Kreuzungsanalyse, mit dem kritischen Geist der modernen Genetik und unter Anwendung sorgfältiger biometrischer Methoden neu in Angriff genommen werden. Die Gelegenheit dazu ist z. B. in Poitou vorhanden, wo seit den achtziger Jahren sowohl für die Zucht der Mulassier als der Zuchtesel besondere Zuchtregister geführt werden und auch die Maultiere registriert werden. Hoffentlich wird auch die Gelegenheit in Deutschland nicht versäumt, wenn es dort zu einer staatlichen Maultierzucht in größerem Maßstabe kommen sollte. Es gibt eine Reihe wichtiger Fragen, die relativ leicht zu lösen oder doch leicht zu fördern sind. Ich erwähne nur: Haarfarbe, Haarlänge, Schweifbehaarung, Kastanien, Form und Größe der Hufe, Körpermaße, speziell Ohrenlänge, Stimme

usw. Da die wohl sicher gelegentlich zustande kommenden Hybriden aus der Rückkreuzung der Maultierstute mit dem Hengste einer der beiden Elternarten, wie es scheint, gesunde, kräftige und leistungsfähige Tiere sind oder sein können, so sollte es in größeren, zumal staatlichen Zuchten doch wohl ohne allzugroße Opfer möglich sein, die Frage der Fruchtbarkeit der Maultiere und der Gestaltung der abgeleiteten Bastarde zu prüfen. Und dann die Frage des Verhältnisses von Maultier und Maulesel!

c) Die Bastarde von Zebraarten mit Eselarten.

XIV. Bastarde von *Asinus asinus* mit dem Bergzebra, *Hippotigris zebra*. Cuvier, Ewart.

Bastarde des gewöhnlichen Esels mit dem Bergzebra (*Hippotigris zebra*) sind im vorigen Jahrhundert in zoologischen Gärten, Tierparken und Menagerien nicht

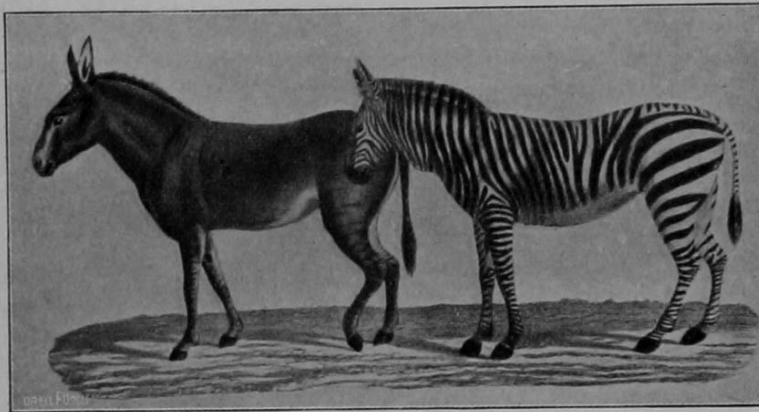


Fig. 200.

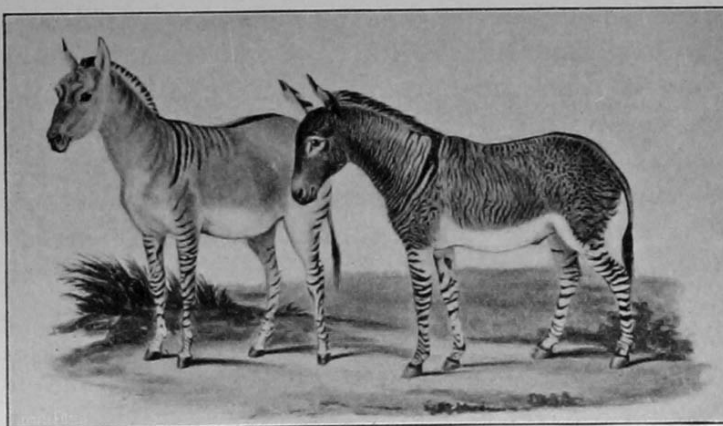
CUVIER'S Zebra-Esel Bastard mit der Mutter, einer Bergzebrastute.
Aus EWART 1900.

selten gezogen worden. Besonders zu Anfang des Jahrhunderts im Jardin des Plantes in Paris und später im Windsor-Park in England. Sie variierten stark in Farbe, Zeichnung und Gestalt.

Berühmt war seinerzeit CUVIER'S Bastard zwischen einer Bergzebrastute und einem Eselhengst. Die Figur 200 zeigt uns diesen

Bastard mit seiner Mutter. Er war von rotbrauner Farbe mit dunkeln Querstreifen an den Beinen. Am übrigen Körper waren die dunkeln, schmalen Abzeichen

nur undeutlich. Das Tier wurde sehr bössartig, bissig und störrisch und vertrug sich nur mit den Wärtern. In 20 Jahren seines Lebens zeigte es nie irgendwelche Geschlechtstriebe.



B Fig. 201. A

A. Windsorbastard von Esel und Zebra. B. Ein ebensolcher von *E. hemionus* von KNOWSLEY. Aus EWART 1900.

Fig. 201A stellt einen der im Windsor-Park gezogenen Esel-Bergzebra-Bastarde dar. Das Tier ist auffallend reich gezeichnet. Lende, Kruppe und Oberschenkel erscheinen mit zahlreichen Flecken

bedeckt. Ähnliche Flecken kommen am Oberarm vor, während Kopf, Hals und Rücken mit zahlreichen, schmalen, unscharfen Querstreifen geziert sind. Besonders auffällig sind die vom Eselvater herrührenden Schulterstreifen. Die Grundfarbe ist Grau-Gelbbraun („rufus grey“). EWART, dem ich sowohl die Figur als die Beschreibung entnehme, macht auf den großen Unterschied dieses Zeichnungsmusters von dem aller lebenden Hippotigrisarten aufmerksam und fragt sich, ob es sich hier vielleicht um einen mehr oder weniger deutlichen Rückschlag auf eine Vorfahrenzeichnung des Esels handelt.

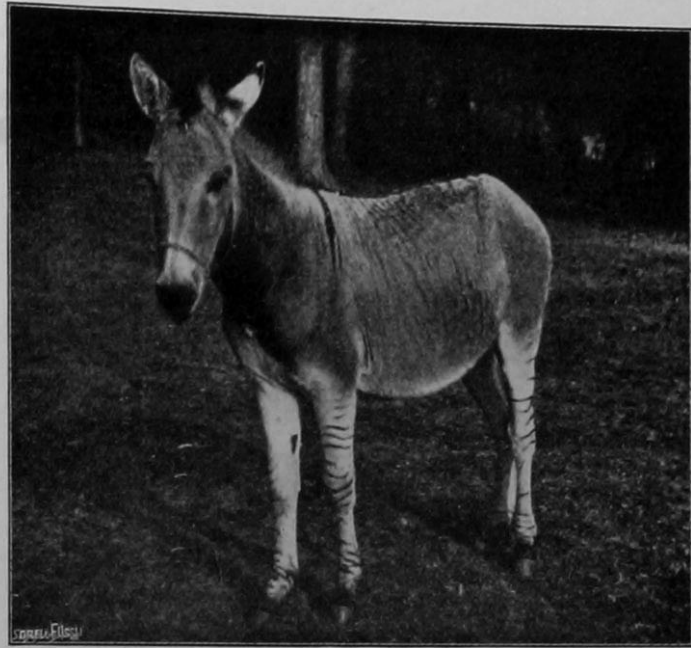


Fig. 202.

Pariser Hybride zwischen Tschiggetai und Burchellzebra.
Aus EWART 1900.

XV. Bastarde von *Asinus hemionus* mit dem Burchell-Zebra. Ewart.

Die Bastarde des Tschiggetai (*Asinus hemionus*) mit BURCHELLS Zebra (wahrscheinlich *Hippotigris quagga* subsp. *chapmani*). Wir reproduzieren die drei Figuren solcher Bastarde, die EWART zusammenstellt. Figur 202 stellt einen der in Paris gezüchteten Bastarde dar; Figur 201 B ist nach einem Knowsley Bastard; Figur 203 ist die Reproduktion des Bildes eines weiteren Pariser Bastardes dieser Gruppe. Die Unterschiede in der Streifung sind bei diesen Bastarden sehr groß. Der Knowsley-Bastard sieht nach dem ganzen Habitus und der Zeichnung, soweit sie aus-

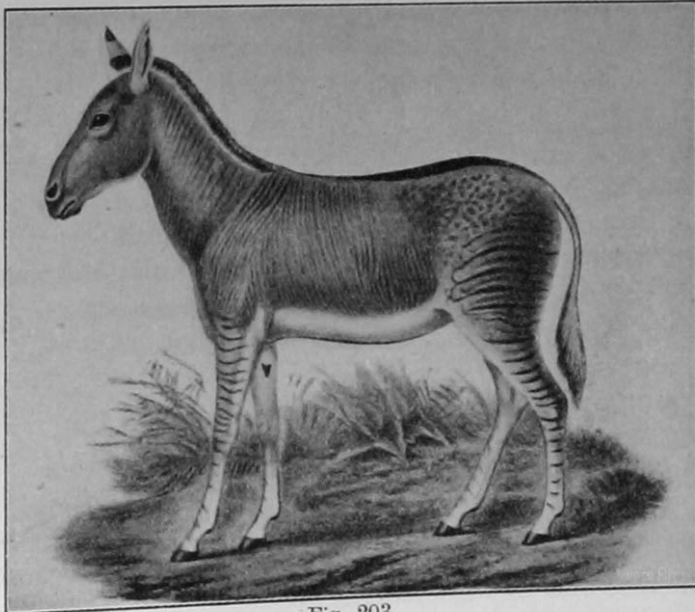


Fig. 203.

Pariser Bastard von *Equus hemionus* und Burchellzebra.
Nach EWART 1900.

gebildet ist, mehr wie ein Zebra aus. Bei dem ersten Pariser Bastard sind nur die Querstreifen an den Beinen und die Schulterstreifen des Esels scharf und deutlich. Die Zeichnungsmale auf dem Gesicht, dem Halse und Rücken sind unscharf („obscure“). Auf Kruppe und Oberschenkel finden sich keine Flecken. Der zweite Pariser Bastard erinnert im Habitus („make“) an den väterlichen Tschiggetai, während die Zeichnungsmale ganz an den Windsor-Park-Bastard zwischen Bergzebra und Hausesel erinnern, besonders die zahlreichen Flecken auf Lende und Kruppe.

Wenn alle Esel-Zebra-Bastarde, die EWART untersucht hat, in der äußeren Erscheinung mehr Esel als Zebras sind, so erinnern sie doch in ihren Gewohnheiten und Instinkten eher an Zebras. Von den aus Paris importierten Bastarden aus dieser Kreuzung sagt EWART, daß sie an Halsstarrigkeit („stubbornness“) alle anderen Glieder der Equidenfamilien, mit denen er Bekanntschaft gemacht hat, übertreffen.

d) Die Zebroiden, Bastarde von Pferd und Zebra im weiteren Sinne (*Hippotigris*), mit besonderer Berücksichtigung der Zuchtversuche von J. Cossar Ewart.

XVI. Einleitende Bemerkungen.

Die Zebroiden, so nennt man die Bastarde zwischen dem Hauspferd und Formen der Untergattung *Hippotigris*, sind in den letzten zwei Dezennien von allen Haustierbastarden am meisten in den Vordergrund des öffentlichen Interesses getreten, vornehmlich deshalb, weil man glaubt, vermutet oder hofft, daß sie in Zukunft im wirtschaftlichen Leben hauptsächlich der afrikanischen Kolonien eine wichtige Rolle spielen und eine ähnliche, wenn nicht noch größere Bedeutung erlangen werden, wie die Maultiere in den Mittelmeerländern und in Nord- und Südamerika. Am regsten ist die Zucht von Zebroiden betrieben worden in CARL HAGENBECKS Tierpark in Stellingen bei Hamburg, in Paris, vom Baron DE PAVANA in Brasilien, im mächtigen Akklimatisationspark von FRIEDRICH FALZ-FEIN in Askania Nova (Taurien) unter Leitung von J. J. IWANOW und, last not least, von J. COSSAR EWART, hauptsächlich in Penyuik (Schottland). Es kommen fast ausschließlich die Bastarde zwischen Zebrahengsten und Pferdestuten in Betracht, die EWART als *Zebulen* bezeichnet hat. Unter den *Hippotigris*-arten, die verwendet worden sind, stehen oben an das Bergzebra (*Hippotigris zebra*) und die Subspecies *burchelli* und *chapmani* der früheren *Hippotigris*-Species *festivus* WAGN. oder *burchelli* GRAY., an deren Stelle GRIFFINI die Sammel-species *quagga* GMEL. gesetzt hat, von der das ausgestorbene Quagga selbst nur als eine der vielen Unterarten betrachtet wird.

Wir können uns — und es ist das durchaus gerechtfertigt — fast ausschließlich an die verdienstvollen Untersuchungen des Edinburger Zoologen Ewart (1899—1910) halten, welcher nicht nur ein vorzüglicher Säugetiersystematiker und Spezialist für die Equiden, sondern auch ein gewiegter Pferdekennner und Kenner der Haustiere überhaupt im Sinne der Züchter und Sportsleute ist. Vor allem verdient rühmend

hervorgehoben zu werden, daß E W A R T seine Pferde-Zebra-Kreuzungen in ganz zielbewußter Weise angestellt hat, so daß man von wirklichen Kreuzungsexperimenten sprechen kann, die bei der Schwierigkeit des Materials schon technisch eine sehr anerkennungswerte Leistung darstellen. Die Hauptaufgabe, die er sich stellte, lag freilich weniger auf dem Gebiete der Hybridologie, sondern bestand darin, die Annahme der Telegonie experimentell genau nachzuprüfen. Als Kronzeugnis für das Vorkommen von Telegonie galt besonders in England der Fall von Lord MORTONS Stute, über den wir schon im ersten Hauptabschnitt (Art. XLV, S. 179 ff.) ausführlich berichtet haben. Da aber inzwischen das Quagga ausgestorben ist, es jedoch E W A R T sehr viel daran lag, bei seinen Kontrollversuchen die Verhältnisse des Lord MORTONSchen Falles möglichst genau zu wiederholen, so experimentierte er wiederum mit einem Zebrahengst und Pferdestuten. Der benutzte Hengst gehörte zu der mit dem Quagga nahe verwandten Unterart *Chapmani*. E W A R T richtete seine Versuche so ein, daß er Pferdestuten verschiedener Rassen und Farben zuerst mit seinem Zebrahengst, dem berühmten *Matopo*, je ein Zebroid zeugen ließ und nachher, um eine allfällige Nachwirkung zu konstatieren, diese Stuten mit Pferdehengsten bestimmter Rassen und Farben paarte. Diese alternativen Paarungen wiederholte E W A R T z. T. sogar mit einer und derselben Pferdestute. Er stellte solche „Telegonieversuche“, wie wir hier ausdrücklich hervorheben wollen, auch mit anderen Tieren: Eselarten, verschiedenen Pferderassen, Hunderassen usw. an und konnte überall das völlige Fehlen irgendeines unzweifelhaften Zeichens einer Nachwirkung des bei der früheren Paarung verwendeten art- oder rasseverschiedenen Männchens unwiderleglich nachweisen. Die E W A R T-schen Arbeiten sind auch deshalb für uns viel wertvoller als fast alle übrigen Angaben über Artkreuzungen bei großen Säugetieren, als sie relativ viel genauere Beschreibungen und zahlreiche gute Abbildungen nach Photographien enthalten.

XVII. J. Cossar Ewarts Kreuzungen des Zebrahengstes „Matopo“ mit Pferdestuten.

1. Beschreibung von Matopo.

Die ausführlichste Beschreibung, die E W A R T gegeben hat, findet sich in seinem Buche „The Penycuik Experiments“ 1899, p. 74—92, und in der Abhandlung „Experimental Contribution etc.“, 1902, S. 22—26. Sie ist von sehr guten Abbildungen, die meisten nach Photographien, begleitet, die wir zum Teil reproduzieren. Wir verweisen vor allem und besonders für die wichtigen Details der Streifenzeichnung auf diese Figuren und müssen uns im übrigen mit einem kurzen Auszug aus E W A R T-s Darstellung begnügen.

Daß *Matopo* ein *Chapman-Zebra* ist, das von G R I F F I N I als Unterart zu seiner Sammelspecies *Hippotigris quagga* gestellt wird, wissen wir schon. Die engere Gruppe, zu der es innerhalb dieser Art gehört, ist die der *Burchell-Zebras* (*H. burchelli* oder *festivus* der älteren Systematik). Das *Chapman-Zebra* kommt in Afrika südlich vom Zambesi vor. *Matopo* selbst soll aus Trans-

vaal stammen. EWART erhielt ihn von Antwerpen, wo er schon wiederholt gedeckt hatte, aber nur Zebras seiner eigenen Art. Matopo war, wie auch die Abbildung (Fig. 204) zeigt, ein außergewöhnlich schönes, lebhaft gezeichnetes Tier.

EWART gibt an, daß Matopo nicht ganz 13 „hands“ groß war, ungefähr 1,25 bis 1,30 m.

Was die Färbung und Zeichnung anbetrifft, so wollen wir zunächst notieren, daß die letztere im Sommer schärfer war als im Winter. Die hellen, cremefarbenen Zwischenstreifen waren im Sommer gelber, die Streifen selbst schwärzer. Die Haut selbst war überall dunkel bis schwarz. Das Winterhaar

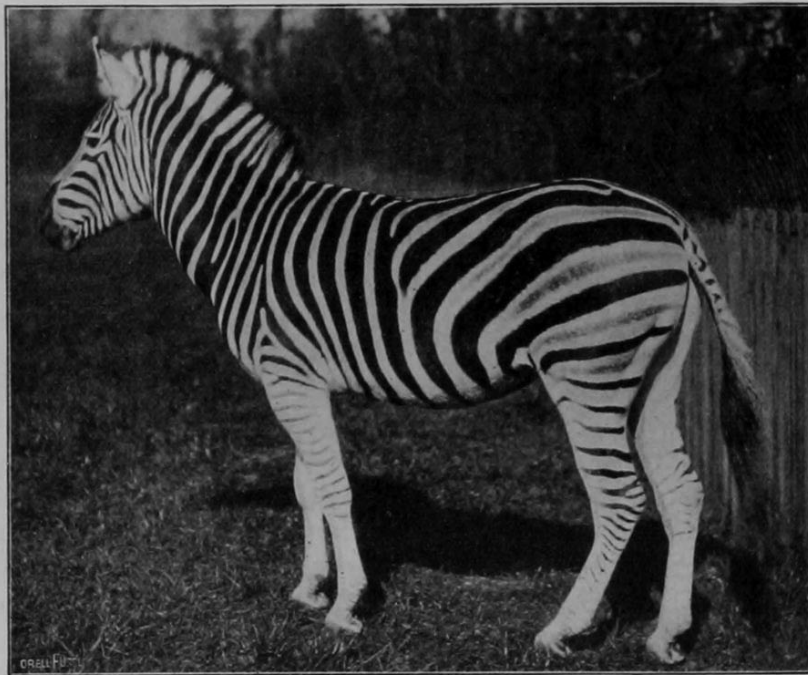


Fig. 204.

Matopo, EWARTS berühmter Burchellzebra-Zuchthengst (*Hippotigris quagga* subsp. *chapmani*). Nach einer von Prof. EWART erhaltenen Photographie.

war ungefähr dreimal länger als das Sommerhaar. EWART macht genauere Angaben über den Haarwechsel auf den verschiedenen Körperteilen.

Hinsichtlich der so auffallenden Streifenzeichnung legt EWART Gewicht darauf, ihre große Variabilität bei allen Tigerpferden hervorzuheben. Nicht nur gibt es keine zwei Individuen irgendeiner Zebraart oder Varietät, welche in der Streifung übereinstimmen, sondern es gibt kein einziges Individuum, bei dem die Streifung rechts und links am Körper übereinstimmend wäre. Für die ursprünglichste Streifenzeichnung unter den rezenten Tigerpferden hält EWART nach ausgedehnten vergleichenden Studien und auch gestützt auf seine Zuchtversuche die Zeichnung des Somali- oder Kaiserzebras, *H. grevyi* (Fig. 214, S. 822).

EWART beschreibt die Zeichnung im einzelnen sehr genau. Als Muster seiner Darstellung wollen wir nur seine Schilderung der Kopfzeichnung übersetzen

(Fig. 209, S. 820). „Bei Matopo, wie bei den meisten Burchellzebras, zeigen die Streifen des Vorderkopfes eine rautenförmige Anordnung. Über jedem Auge beginnt ein Streifen, welcher gegen das vordere oder Stirnende der Mähne hinaufzieht und vor demselben mit dem der andern Seite zusammentrifft und so mit ihm zusammen den spitzwinkligen Augenbogen bildet. Über diesem Augenbogen verlaufen noch vier weitere, die mehr abgerundet sind. Der unterste derselben endigt in dem Stirnschopf (siehe weiter unten). Die anderen verlaufen zum Vorderende der Mähne selbst. Der Augenbogen faßt noch zwei weitere Stirnbogen zwischen sich, die noch spitzer sind als er selbst. Die vorderen, nach abwärts gerichteten beiden Schenkel des äußeren Bogens sind doppelt, wie auch die des Augenbogens. Sie biegen auf der Höhe der Augen etwas medianwärts um und verlaufen nach vorn bis zu dem dunkeln Schnauzenfleck. Die beiden Schenkel des inneren Bogens spalten in der Höhe der Augen und verlaufen ebenfalls zur Schnauze, wobei sich der innere der Spaltäste der linken Seite nochmals gabelt. Im engen, vom innersten Frontalbogen umschlossenen Zwischenraum verlaufen noch zwei fast genau longitudinale Streifen. Beide gabeln sich an ihrem oberen (hinteren) Ende. Das rechte gabelt sich auch, bevor es in den Schnauzenfleck eintritt. Die Schenkel der drei Spitzen und der erste rundlichere Bogen stoßen hinten (oben) in der Mittellinie zusammen. Auf ihrer Vereinigungsstelle erhebt sich der frontale Haarschopf.“ Für die unter und vor den Augen verlaufenden Bogen, von denen die 4 Wangenbogen nach hinten winklig ineinandergreifen, vergleiche man die Figuren 204, 209 und 212.

Die Schnauze zeigt wegen ihrer schwachen Behaarung die schwarze Farbe der Haut. Der rechte Schulterstreifen (über dem Widerrist) ist doppelt, während links beide Streifen dorsal eine Strecke weit vereinigt sind. Es kommen jederseits bis zum Ohre 12 Halsstreifen vor, die sich in die schwarzen, mit den weißen alternierenden Haarbündel der Mähne der betreffenden Seite fortsetzen. Hinter dem Schulterstreifen finden sich jederseits nur 5 senkrechte Querbänder. Fünf breite Bänder jederseits verlaufen schief über den Hinterrücken. Zwischen ihnen zeigen sich auf dem Oberschenkel blasse Zwischenstreifen, die sogenannten Schattenstreifen („shadow stripes“). Die Beine sind, wenigstens hinten, in ihrer ganzen Länge bis zum Hufe quergestreift, wenn auch die Streifen nach unten matter und matter werden. Hervorgehoben werden muß, daß die dichtgestellten, dunkeln Querstreifen, welche beim Bergzebra in der Mediane der Kruppe die charakteristische Rostfigur („gridiron“) bilden und die in modifizierter Anordnung auch beim Kaiserzebra (Fig. 200, S. 810, Fig. 214, S. 822) und sogar bei Burchellzebras vorkommt, bei Matopo vollständig fehlt.

Matopo hat, wie alle Tigerpferde, im Gegensatz zum Hauspferd eine aufrechte Mähne, welche sich etwa 10 cm weit über den Occipitalkamm auf die Hinterseite des Kopfes fortsetzt und mit einem seitwärts stehenden, 5 cm langen Stirnschopf von Haaren endigt. Sie besteht aus einem dicken medianen Teil von schwarzer Farbe, welcher rechts und links von einer Reihe alternierender, schwarzer und weißer Haarbüschel begleitet ist. Sie ist in erster Linie deshalb aufrecht, weil ihre Haare relativ kurz (nirgends über 12–13 cm lang) sind. Der Schwanz

ist in seinem obern Teil quergestreift und an der Basis ganz kurzhaarig. Er inseriert etwas tief. Die Hufe sind länglich, doch etwas kürzer als beim Bergzebra. Kastanien kommen nur an den Vorderbeinen, recht genau in der Mitte der Unterarme vor. Sie sind glatt, nicht vorgewölbt und relativ größer als beim Pferd. Die Ohren sind breit, an der Spitze abgerundet, doch nicht sehr lang (ca. 17 cm lang). Sie sind bedeutend kürzer als beim Esel und Bergzebra. EWART gibt noch nähere Einzelheiten über die Unterschiede im Hufe und den Kastanien zwischen Zebra und Pferd; er beschreibt Haltung und Gang. Was den Charakter anbetrifft, so war Matopo nach EWARTS eine merkwürdige, einzigartige Mischung. Er war neugierig, vorsichtig, aufgeweckt und flink („alert“) zugleich. Nach seiner Ankunft von Antwerpen war er aufgeregt, ruhelos, unnahbar und aggressiv, wie ein frisch-gefangenes Raubtier. Mit der Zeit jedoch wurde er zutraulich und fromm, blieb aber dabei neugierig, und — die Eigenschaft verlor sich nicht — äußerst leicht zu erschrecken, um dann plötzlich in rasender Flucht weit fort zu galoppieren. Fast alle Charaktereigenschaften erklären sich nach EWART leicht aus den biologischen Verhältnissen, in denen die Zebras in ihrer Heimat leben, besonders aus den beständigen Gefahren und Nachstellungen, denen sie von seiten ihres Hauptfeindes, des Löwen, seit Zeitaltern ausgesetzt sind.

Die Stimme ist das weithin schallende Bellen oder Röhren aller Tigerpferde. Matopo trank gewöhnlich, wie die freilebenden Zebras, nur einmal am Tage.

2. Kreuzung von Matopo mit Fuchsstuten.

Da Lord MORTONS Araberstute eine Fuchsstute war, so lag EWART daran, seinen Zebrahengst mit solchen Fuchsstuten zu kreuzen. Er stellte Versuche mit 4 Fuchsstuten an. Die Kreuzung mit einer von ihnen, Valda, gelang leicht. Valda gebar 1898 Zwillingshybride, von denen der eine (Fig. 205), ein weibliches Füllen, bei der Geburt starb, während der andere, Nestor, ein Hengstfüllen, zuerst schwächlich blieb. 1899 erhielt EWART von Valda ein Hengstfüllen, Hector, aus der Paarung mit dem hellen Vollblut-Fuchshengste (Lockstitch), 1900 wiederum ein hybrides Füllen, Birgus, von Matopo, und 1901 nochmals ein Pferdefüllen, eine Stute, Diploma, von dem dunklen Vollblut-Fuchshengst Diplomat.

Von dem Bastard Nestor finde ich bei EWART keine Abbildungen. Nestor war anfänglich zart und blieb relativ klein. EWART sagt von ihm später nur, daß er von beiden Eltern ungefähr gleichviel hat, daß er ebenso wie seine Wurfchwester, bloß schwachgestreift ist, und in der Farbe der Mutter (der Fuchsstute) gleicht.

Beim zweiten, 1900 geborenen Bastard, Birgus (Fig. 206), waren die Streifen anfangs fast so deutlich wie bei einem Zebrafüllen. Später verloren sie an Schärfe, da die helle Grundfarbe in die Fuchsfarbe (Lederfarbe, „leather-dun“) überging.

Die Streifen sind bei diesen Hybriden annähernd doppelt so zahlreich, wie beim Zebrawater Matopo. Die

Stirnstreifen haben die Gestalt von engen Bogen. Auf der Kruppe kommen nicht sehr deutliche Querstreifen vor, welche an das „gridiron“, das typische, beim Bergzebra von den Querstreifen auf der Kruppe gebildete Zeichnungsmuster, (siehe Fig. 200, S. 810) unvollkommen erinnern. EWART zeigt, wie diese Hybriden in einzelnen Eigenschaften an das Kaiserzebra, in anderem an das Bergzebra erinnern, während sie hingegen in gewissen Merkmalen zwischen dem Berg- und Kaiserzebra, in andern zwischen Kaiser- und Crawshayzebra eine Zwischenstellung einnehmen. Die Kreuzung hat hier zum Wiederauftreten einer Anzahl von Vorfahrenmerkmalen geführt.

Die Mähne der Hybriden ist im Winter annähernd doppelt so lang als bei Matopo und deshalb nach einer Seite überhängend. Im Sommer hingegen, nach ihrer Erneuerung beim jähr-



Fig. 205.

Zwillingschwester von Nestor, die bei der Geburt starb. Zebrule aus der Kreuzung von Matopo mit der Fuchsstute Valda. Nach einer mir von Herrn W. E. CLARKE zur Verfügung gestellten Photographie des ausgestopften Tieres im Royal Scottish Museum in Edinburg.

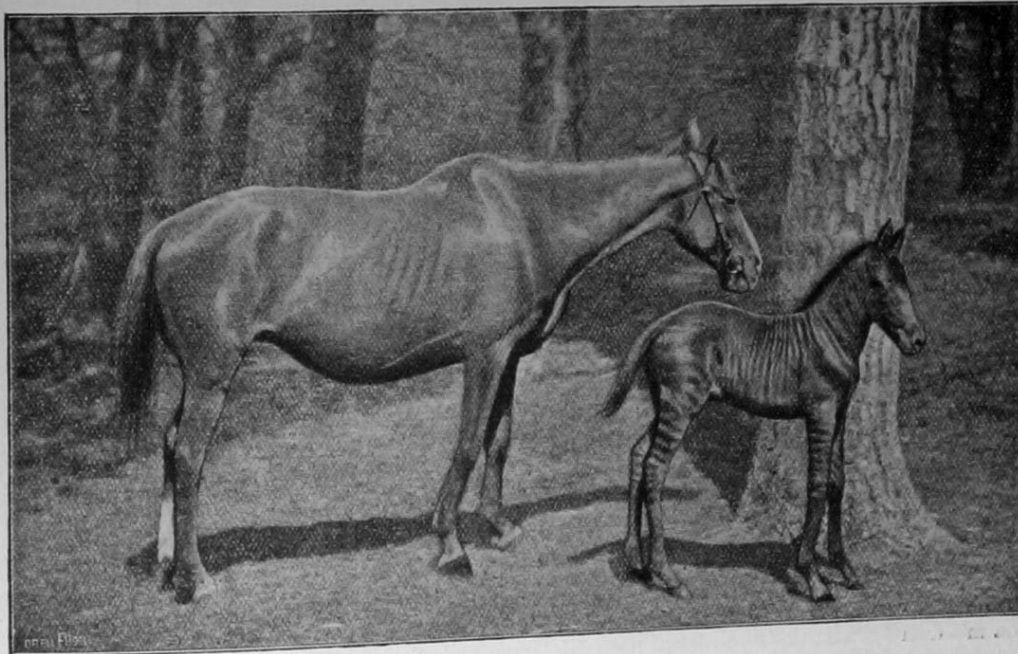


Fig. 206.

Der Zebrule Birgus mit seiner Mutter Valda, einer Polo-Pony-Fuchsstute. Nach EWART 1902. — Arnold Lang, Experimentelle Vererbungslehre.

lichen Haarwechsel, ist sie kurz und aufrecht. EWART macht nähere Angaben über die Schwanzhaare der Hybriden, die zum Teil intermediär, zum Teil zebraartig sind. Die Beine und Hufe sind entschieden zebraähnlich. Im Alter von 3 Jahren hatte Nestor noch keine Kastanien an den Hinterbeinen, während gleichzeitig der 2 Jahre jüngere Birgus schöne, große, vorragende hintere Kastanien besaß. Obschon die Hufe in ihrer Gestalt zebraähnlich sind, so sind sie in ihrem Bau doch eher intermediär.

EWART rühmt die außerordentliche Zähmheit und Zutraulichkeit hauptsächlich von Nestor. Er hat nie ein so frommes Pferd gesehen. Im Alter von 4 Jahren ließ sich der Bastard sowohl als Zugpferd wie als Reitpferd anlernen. EWART glaubt überhaupt, daß Zebras und Zebroiden für Gebrauchszwecke nach manchen Richtungen nicht nur mit dem Pferde, sondern auch mit dem Maultiere rivalisieren können.

EWART erwähnt noch folgende Merkmale der Hybriden. 1. Die Ohren sind gewöhnlich so lang wie beim Zebra, aber spitzer. 2. Die oberen Augenwimpern („eyelashes“) sind lang und gebogen. 3. Die



Fig. 207.

Der Zebrule Romulus, 7 Tage alt, mit seiner Mutter, der Rappstute Mulatto. Nach EWART.

Nasenlöcher sind zwar eng, wie beim Zebra, aber sie können trompetenförmig vorgestreckt werden. 4. Die Stimme erinnert weder an das Röhren des Zebras, noch an das Wiehern des Pferdes. 5. Sie sind in der Regel wenige Minuten nach der Geburt imstande und bereit, ihrer Mutter zu folgen und unterscheiden ihre Mutter in der Herde viel früher als Pferdefüllen. Sie haben in dieser Beziehung, mit seltenen Ausnahmen, die Eigenschaften des Zebras.

Telegoniever such. EWART hat die nachgeborenen, legitimen, d. h. von Pferdehengsten gezeugten Halbgeschwister von Nestor und Birgus von ihrer Geburt an sorgfältig geprüft und beobachtet. Beides sind Füchse. Weder Hector (Nestors nachgeborener Halbbruder aus der Paarung von Valda mit dem Fuchshengst Lockstitch) noch Diploma (Birgus' nachgeborene, legitime Halbschwester aus der Paarung von Valda mit dem Fuchshengst Diplomat) zeigen irgend etwas, was an ein Zebra erinnern könnte.

3. Kreuzung von Matopo mit schwarzen Stuten.

EWART versuchte, Matopo mit sechs verschiedenen, fast schwarzen Stuten zu paaren. Die Deckung hatte nur bei zweien von diesen Stuten Erfolg. Es sind dies Mulatto, eine 1,3 m große West Highlandponystute, die im August 1896 den Hybriden Romulus gebar, welcher der erste Bastard ist, der überhaupt zwischen einem Chapmanzebra und einer gewöhnlichen Pferdestute erzielt worden ist, und Nora, eine 1,10 m hohe Shetlandponystute, welche im Juni 1897 das

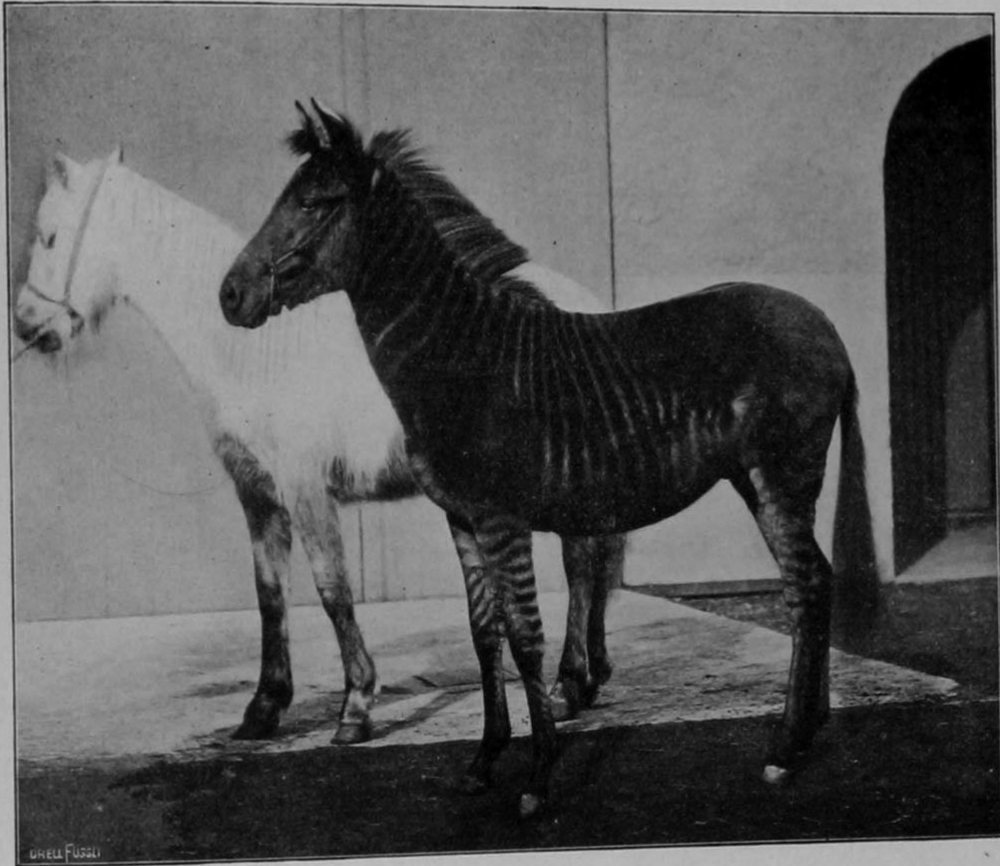


Fig. 208.

Der Zebrule Romulus. Nach einer von EWART erhaltenen Photographie, ohne Altersangabe. hybride Stutenfüllen Norette und sodann 1899 und 1900 noch je einen weiteren Bastard gebar.

Der Hybride Romulus wird von EWART besonders eingehend geschildert und in verschiedenem Alter abgebildet. Sehr eingehend ist die Darstellung der Streifung in den „Penycuik Experiments“ 1899, S. 30—34. Wir verweisen mit Bezug auf diesen wichtigen Punkt in erster Linie auf die Abbildungen Fig. 207, 208, 210, besonders aber auf die diagrammatische Figur 213. Man vergleiche diese Figur mit der Darstellung der Streifung des väterlichen Matopo (Fig. 212) und des Kaiserzebras (Fig. 214).

Romulus war kurz nach der Geburt wundervoll lebhaft und glänzend gezeichnet. Die Flecken und Streifen waren kräftig dunkelbraun und die Grundfarbe

schön goldgelb. Nachher, beim Wechsel der Haare, wurde die Zeichnung weniger auffällig, weil die Grundfarbe und damit auch die Farbe der Zwischenstreifen nachdunkelte und lebhaft braun („rich brown“) wurde.

Ein außerordentlich großes Interesse bietet die Streifenzeichnung von Romulus, die EWART besonders genau studiert. Sie ist außerordentlich verschieden von der des väterlichen Zebras Matopo und erinnert stark in Zahl und Anordnung an die primitivere Zeichnung des Somali-

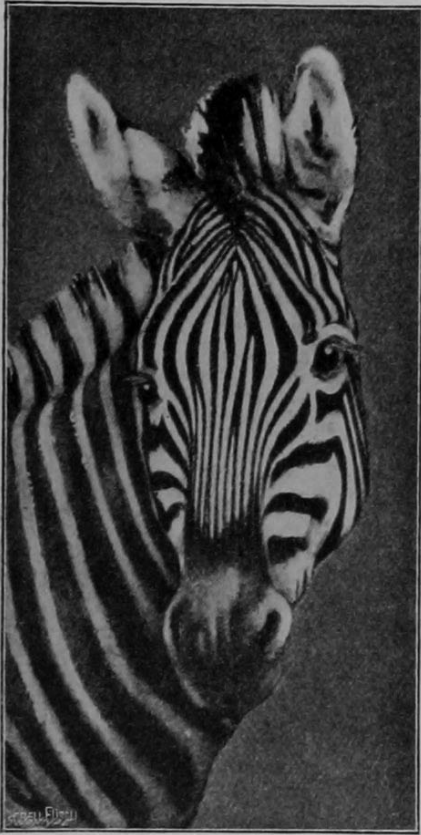


Fig. 209.

Kopf von Matopo. Nach EWART 1899.



Fig. 210.

Kopf von Romulus. Nach EWART 1899.

oder Kaiserzebras (Fig. 214), so daß EWART von einem eklatanten, atavistischen Kreuzungsrückschlag spricht. Zunächst Romulus' Gesicht. Es sieht fast wie ein mächtiger Fingerabdruck aus (Fig. 210). Anstatt der vier oder fünf schmalen Spitzbogenstreifen der Stirne von Matopo (Fig. 209) findet man vierzehn rundliche Bogen, welche an das Gesicht der Somalizebras (Fig. 211) erinnern. Anstatt der 12 Halsstreifen von Matopo zählt man bei Romulus 24, die alle in die Mähne hinein verlaufen. Romulus erscheint in dieser Beziehung vielleicht noch primitiver als das Somalizebra, bei dem EWART nie mehr als 14 Halsstreifen beobachtet hat. Der Schulterstreifen gabelt sich weiter oben als bei Matopo.

Man erkennt in dem von den Gabelästen desselben umgrenzten Raum sieben undeutliche Bogen. Hinter den Schulterstreifen finden sich neun wohl unterschiedene, vertikale Streifen, während Matopo deren nur fünf hat. Offenbar den drei Flankenstreifen entsprechend, die man bei den Burchellzebras und speziell auch bei Matopo sieht, findet man beim Bastard Romulus vor der Kniegegend drei Streifen, welche zuerst aufwärts verlaufen und dann nach hinten umbiegen, um unter der Schwanzwurzel zu endigen. Zwischen dem letzten senkrechten und dem großen Flankenstreifen zeigen sich drei unscharf ausgeprägte schiefe Streifen. In dem dreieckigen Bezirke zwischen dem ersten schiefen und dem neunten vertikalen Streifen finden sich zahlreiche, schmale, unregelmäßige Linien, von denen einige dem ventralen Pigmentband zustreben, während andere in die schiefen Streifen einmünden. In der Anordnung dieser annähernd transversalen Streifen fanden sich nach der Geburt zahlreiche, in ziemlich transversalen Reihen angeordnete Flecken auf dem Hinterrücken. Beim jährigen Hybriden sind sie zusammengefloßen, um etwas im Zickzack verlaufende Querbänder zu bilden, welche in ihrem Verlauf sehr stark mit denen auf der Kruppe des Somalizebras übereinstimmen, die die

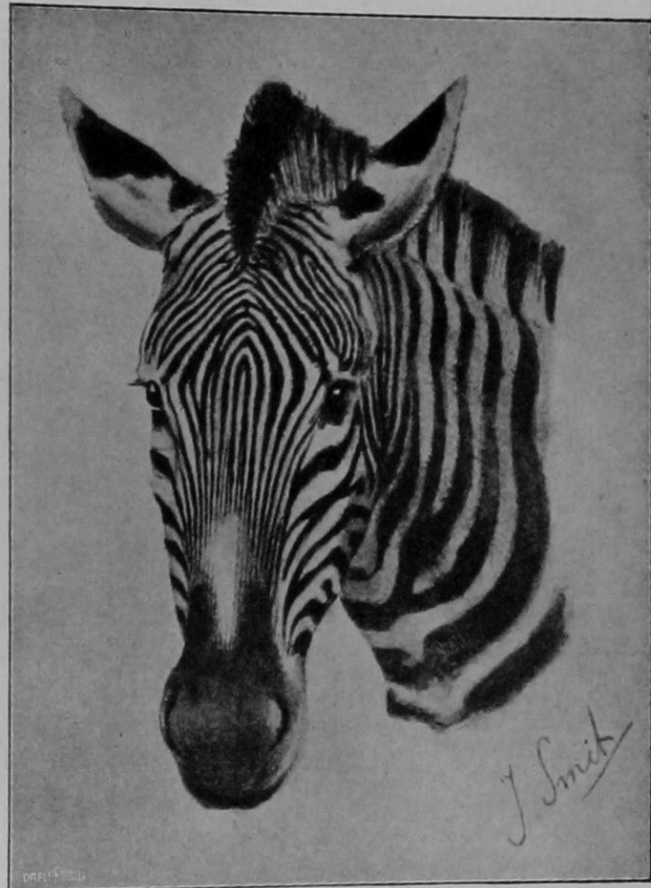


Fig. 211.

Kopf des Kaiser- oder Somalizebras (*Hippotigris grevyi*).
Nach EWART.

Stelle der Rostfigur vertreten. Vom Schulterstreifen bis zur Schwanzwurzel trägt der Bastard 43 Streifen, ungefähr so viele wie das Somalizebra. Matopo hat nur 5 transversale Streifen hinter dem Schulterstreifen. Das ontogenetische Zusammenfließen von Flecken zu Streifen auf dem Hinterrücken von Romulus spricht sehr zugunsten der Ansicht, daß Querbänder in manchen Fällen ursprünglich durch Querreihen von Flecken repräsentiert waren. Zwischen dem dritten Flanken- oder Kniestreifen und dem Sprunggelenk trägt der Schenkel eine Anzahl dunkler Querbänder, zwischen denen teilweise Schattenstreifen vor-

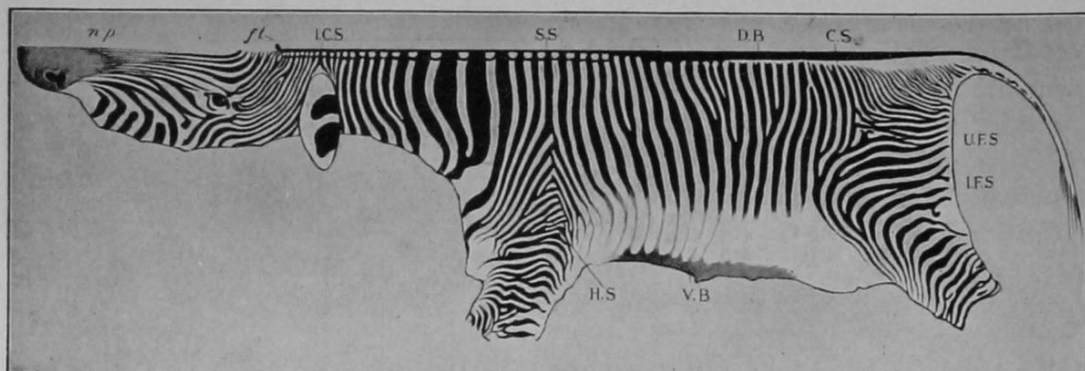
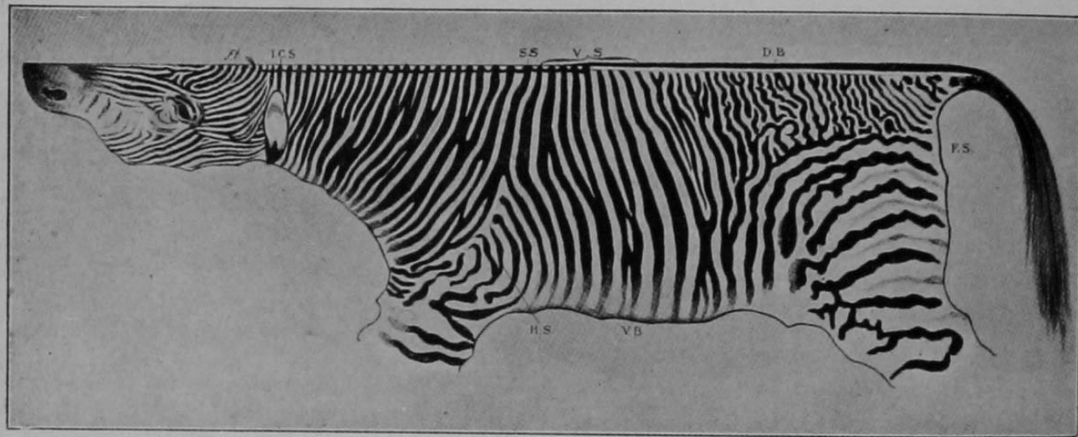
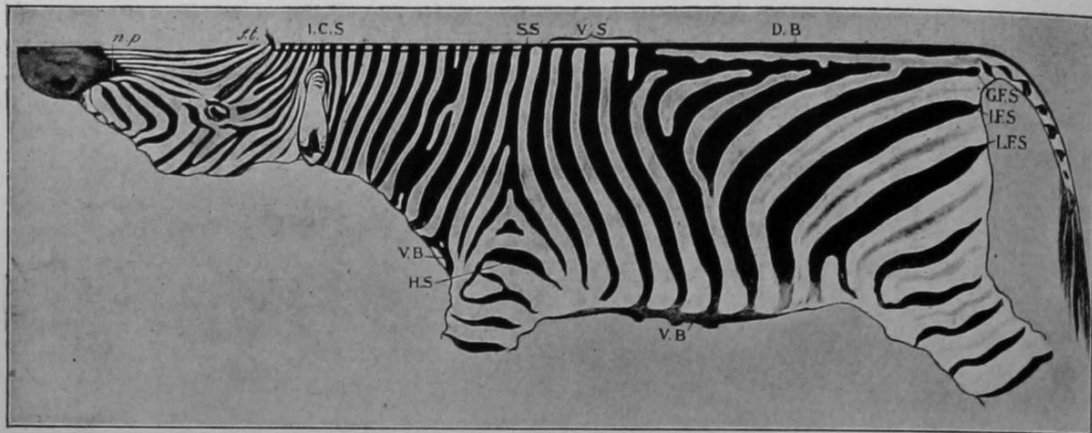


Fig. 212. Diagramm der Streifenzeichnung von Matopo (*Hippotigris quagga* subsp. *chapmani*). I.C.S. erster Halsstreifen; S.S. Schulterstreifen; H.S. ein Oberarmstreifen; V.S. senkrechte Streifen des Rumpfes; G.F.S. großer Flankenstreifen; I.F.S. mittlerer Flankenstreifen; L.F.S. Knie- oder unterer Flankenstreifen; D.B. mediodorsaler Pigmentstreifen; V.B. medioventraler Pigmentstreifen; n.p. Schnauzenfleck; f.t. Stirnschopf. Nach EWART. Loc. diversa.

Fig. 213. Diagramm der Streifenzeichnung des Zebrulen Romulus. Bezeichnungen wie in Fig. 212. Nach EWART.

Fig. 214. Diagramm der Streifenzeichnung des Kaiser- oder Somalizebras (*Hippotigris grevyi*). Bezeichnungen wie in Fig. 212. U.F.S. Obere, I.F.S. Untere Femuralstreifen. Nach EWART.

kommen. Unter dem Sprunggelenk kommen zuerst einige deutliche Querbänder und sodann eine Anzahl weniger deutlicher, schiefer Linien, ganz bis zum Huf hinunter. Ähnliche Bänder und Linien zieren das Vorderbein. Die Bänder an den Beinen waren gleich nach der Geburt deutlicher als beim genuinen Zebravater.

Sehr einläßlich beschreibt EWART verschiedene, im verschiedenen Alter erfolgende, lokale und allgemeinere Vorgänge des Haar- und Farbenwechsels.

Von der Mähne des Bastardes Romulus sagt EWART, daß sie mit der des Zebraelters übereinstimmt, mit dem Unterschied, daß ein Teil der Haare der zentralen Reihe 20—23 cm lang werden. Der Unterschied in der Farbe der seitlichen Haare (alternierend schwarz und weiß beim Zebra) ist nicht ausgeprägt. Bei Romulus findet sich eine über 1 cm lange Lücke zwischen dem Vorderende der Mähne und dem Stirnschopf.

Wir teilen noch kurz folgende Angaben über Romulus mit: Die Schwanzhaare waren bei der Geburt bis an die Schwanzbasis lang. Der Schwanz an der Basis mit drei Querstreifen. Kastanien kommen nur an den Vorderbeinen vor. Die Ohren sind nicht viel länger, aber an der Spitze mehr abgerundet als beim Pferd. Die Nasenlöcher sind zebraartig, eng, kurz und fast oval. Augen und Augenbrauen intermediär. Das obere Augenlid steht nie so hoch wie beim Pferde. Augenwimpern lang und gebogen, ganz anders als beim Pferd und Zebra. Die Hufe mehr wie beim Zebra. In der Bewegung ebenfalls mehr wie die väterliche Art. Sofort nach der Geburt sehr mobil. Romulus wird von EWART als äußerst lebhaft, kräftig und zugleich gelehrig und intelligent geschildert. Er gab sich willig als Reittier. Im Januar 1898 war er 1,2 m groß. Im allgemeinen Habitus ist er intermediär zwischen Vater und Mutter, doch ist er, besonders von der Schulter an nach hinten, entschieden mehr pferdeähnlich. — Romulus ist eines der berühmtesten Tiere Englands.

Die Bastardstute Norette (Fig. 215, 216) wird von EWART am eingehendsten 1899 als noch nicht jähriges Tier geschildert. In späteren Schriften fand ich ganz wenige Bemerkungen. Norette wurde im Juni 1897 der kleinen, ca. 1,1 m hohen, schwarzen Shetland-Ponystute Nora geboren. Sie ließ ausgewachsen eine Größe von 1,10 bis 1,15 m erwarten.

Diese Zebrule wird von EWART als in Gestalt, Charakter, Temperament und Gewohnheiten außerordentlich zebraähnlich beschrieben. Sie glich vollkommen einer kleinen Burchell-Zebrastute, die er früher besessen hatte. Wie Nora als eine verkleinerte Ausgabe von Mulatto, so kann im übrigen Norette als eine verkleinerte Ausgabe von Romulus bezeichnet werden, doch ist der Kopf relativ kleiner und die Ohren relativ kürzer. Die reiche Zeichnung ist wegen der unter dem Einfluß der Mutter entstandenen, dunkleren, lederfarbenen bis mäusefalten Grundfarbe nicht so auffallend wie bei den Zebras.

In der Zahl und Anordnung der Streifen entfernt sich Norette noch mehr von dem väterlichen Chapmanzebra Matopo, stimmt sehr mit dem Halbbruder Romulus überein, nähert sich aber noch mehr dem Zeichnungsmuster des Somali- oder Kaiserzebras (*H. grevyi*) und ist z. T. noch primitiver. Das Gesicht mit seinen zahlreichen, abgerundeten Streifenbogen ist in Fig. 216 abgebildet. Die Streifen am Körper sind so zahlreich, ja z. T. zahlreicher als beim Kaiserzebra. Am Halse z. B. hat Norette außer den 24 Halsstreifen von

Romulus noch 5 blasse Schattenstreifen. Hierin zeigt sich eine Annäherung an die zahlreicheren Halsstreifen der Zebraesel-Hybriden, die EWART wegen ihrer reichlichen Streifung überhaupt für noch primitiver als die Pferde-Zebrahybriden hält. Das heißt, der Rückschlag erfolgt bei den Eselzebrahybriden noch zu weiter zurückliegenden Vorfahrenformen. Als auffallenden Unterschied gegenüber Romulus und den anderen Hybriden hebt EWART besonders hervor, daß Norette auch in der frühesten Jugend auf der Kruppe keine Tüpfel besaß, daß vielmehr von Anfang an auf dem Hinterrücken zahlreiche, schmale, nur wenig wellige, fast transversal verlaufende Querstreifen vorhanden waren, welche gegen ein den Hinterrücken

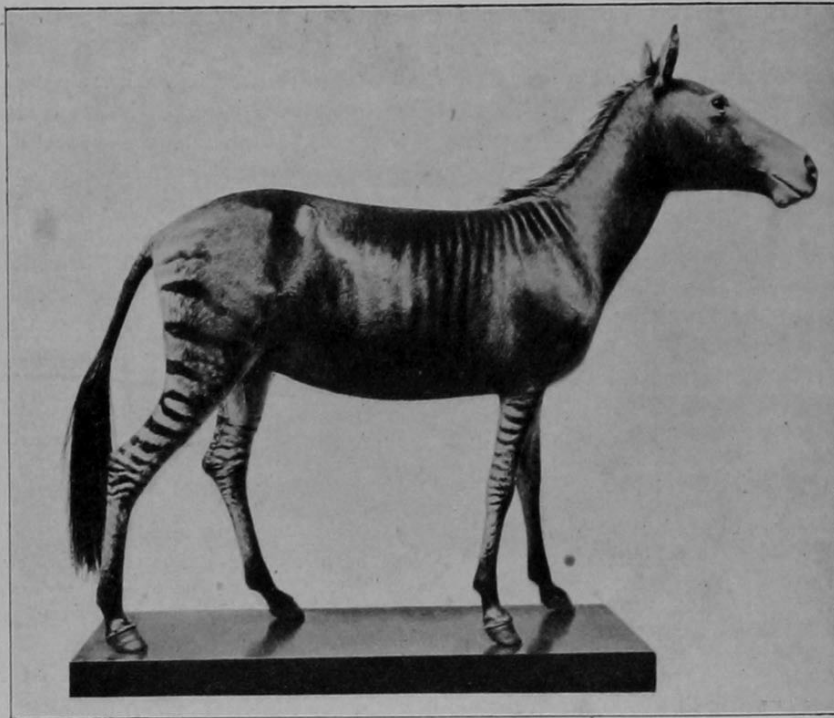


Fig. 215.

Die Zebrule Norette, Tochter des Matopo und der schwarzen Shetlandponystute Nora. Nach einer mir von Herrn W. E. CLARKE zur Verfügung gestellten Photographie des ausgestopften Tieres im Royal Scottish Museum zu Edinburg.

seitlich schief durchziehendes, dem obersten Femuralstreifen von *H. grevyi* entsprechendes Band verliefen und sich teilweise mit demselben verbanden. Das ganze stimmte Linie für Linie fast vollkommen mit der Kruppenzeichnung des Somali-zebras überein.

Merkwürdige Verhältnisse zeigt die Mähne. In den ersten drei Monaten war sie aufrecht. Mit weiterem Wachstum wurde sie überhängend. Die hintere Hälfte hängt nach rechts über. Der Teil zwischen und vor den Ohren bildet einen dicken Haarschopf. Der dazwischen liegende Abschnitt ist nach links überhängend.

Norette besitzt ausgezeichnete, schön geformte Füße, mit nur wenigen Haaren an der Kote. Kastanien („warts“) finden sich nur an den Vorderfüßen.

EWART erhielt von Nora und Matopo noch zwei weitere Hybride, Eyra und Nero, den ersteren 1899 und den letzteren 1900. Ich finde keine nähere Beschreibung derselben. EWART sagt bloß, daß auch sie kräftige, dunkelfarbige Tiere sind und daß sie, wenn sie auch weniger das Zebra-gepräge tragen, doch in Gestalt, Zeichnung und Charakter („make, markings and disposition“) Norette ähnlich sind, Nero mehr, Eyra weniger.

Telegonieveruche. 1. Versuche mit Mulatto. Nachdem Mulatto, unsere schwarze West Highlandpony-Stute, vom Chapman-Zebrahengst Matopo am 12. August 1896 den Bastard Romulus geboren hatte, wurde sie in legitimer Paarung am 20. August desselben Jahres von dem Araberschimmel („grey Arab“) Benazrek gedeckt, von dem sie im Juli 1897 ein legitimes Füllen (Fig. 217) gebar. Anfangs wie ein gewöhnliches Füllen aussehend, ließ dasselbe nach einiger Zeit unter gedämpftem Licht zahlreiche, undeutliche Zeichnungsmale („markings“) erkennen, von denen sich meist nicht entscheiden ließ, ob sie von Pigment oder bloß durch eine besondere Textur des Haarkleides hervorgerufen waren. Eine solche undeutliche Streifung kommt bei Pferdefüllen nicht selten vor. Es war also unentschieden, ob es sich hier um einen Fall einer gewissen Nachwirkung handelte. Das blaß gezeichnete Füllen starb im Alter von 5 Monaten. Mulatto wurde nun, wiederum legitim, mit dem dunkelbraunen Hengst Loch Corrie gepaart und gebar im Mai 1899 ein drittes Füllen, welches wiederum blaß gezeichnet war. Diese schwach ange deutete Zeichnung verlor sich beim Ausfallen des Fohlenhaares vollständig. Gleichzeitig mit Mulatto wurden zwei



Fig. 216.

Kopf der Zebrulenstute Norette. Sommerkleid. Nach einer von Prof. EWART erhaltenen Photographie.



Fig. 217.

Das zweite Füllen von Mulatto (geb. 16. VII. 1897) aus der legitimen Paarung mit dem Araberschimmelhengst Benazrek. Mit den zahlreichen, undeutlichen Streifen. Nach EWART 1902.

weitere Stuten, Bonnie Jean und Rum, beides dunkle West Highlandponies aus nahe verwandtem Stamm, von Loch Corrie gedeckt und warfen 1899 zwei Füllen, welche in derselben Weise blaß gezeichnet waren, wie Mulattos zweites und drittes Füllen. Diese Kontrolltiere zeigen, daß von einer Infektion durch das Zebra Matopo beim Auftreten der blassen Streifung bei Mulattos beiden Füllen um so weniger die Rede sein kann, als diese Füllen im übrigen nicht die geringste Spur von Zebra-merkmalen aufweisen. Bei allen drei Füllen der Highlandpony-Stuten verlor sich die Streifung mit dem Wechsel des Fohlenhaares.

2. Versuche mit Nora. Bevor die schwarze Shetlandsponystute Nora von dem Zebrahengste Matopo 1897 den Bastard Norette zeugte, hatte sie 1895 von dem schwarzen Shetlandhengst Wallace ein legitimes, männliches, falbes Pferdefüllen geboren, welches bei der Geburt reich und deutlich gestreift war. Drei von diesen Streifen erhielten sich dauernd als deutliche Bänder quer über dem Widerrist. Nach Norettes Geburt wurde Nora mit Cyclops, einem hellbraunen („bay“) Welsh-Pony-Hengste gepaart. Das aus dieser legitimen Verbindung hervorgehende, 1898 geborene, hellbraune Stutenfüllen ließ nie irgendeine Andeutung einer Streifung erkennen. Dann kamen 1899 und 1900 Noras Hybriden Eyra und Nero, diese wiederum von Matopo. 1900 wurde dann Nora neuerdings von einem Pferdehengste, dem hellbraunen Araber Syrian, gedeckt und gebar im folgenden Jahre ein dem Vater stark ähnliches genuines Stutenfüllen, welches ebensowenig wie das von Cyclops gezeugte irgendeine Spur von Streifung oder irgendwelcher sonstiger Zebra-merkmale erkennen ließ.

4. Kreuzung von Matopo mit hellbraunen („bay“) Pferdestuten.

EWART experimentierte mit 21 hellbraunen Pferdestuten. Bei 14 wurde die Begattung durch Matopo vollzogen. Nur 6 Stuten erwiesen sich als fruchtbar, und nur 4 hybride Füllen wurden geboren.

A. Kreuzung mit Rona, einer hellbraunen, ca. 1,43 m hohen, irischen Ponystute. Am 21. Mai 1898 wurde ein hellbrauner, schwach gestreifter Bastard geboren, welcher von Geburt an sehr zart war und im Alter von ungefähr 3 Monaten starb. Ich finde keine näheren Angaben über diesen Bastard.

B. Kreuzung mit Lady Douglas (Fig. 218), ein ca. 1,5 m großes, hellbraunes Clydesdale-Karrenpferd mit einer ansehnlichen Blässe. Lady Douglas gebar im Juni 1897 den Bastard Brenda (Fig. 218) weiblichen Geschlechts. Brenda ist bedeutend schwerer als irgendeiner der anderen Hybriden und weit mehr als die anderen pferdeähnlich. Sie hätte in der Jugend aus einiger Entfernung für ein dunkelbraunes Pferdefüllen gehalten werden können. 1899 schrieb EWART, sie verspreche bei normaler Entwicklung ungefähr 1,4 m hoch, sehr kräftig und ausdauernder als ein Maultier zu werden. Als Füllen war es weniger intelligent als die übrigen Hybriden. Die Zeichnung ist im ganzen wie bei den übrigen Hybriden (Romulustypus), aber die Streifen, die schon wegen der braunen Grundfarbe sich wenig abheben, sind an und für sich schon ziemlich blaß und undeutlich. Die Streifenbogen im Gesicht sind spitzer als bei den übrigen Hybriden. Zwischen mehreren der selbst schon wenig scharfen, denen von Romulus entsprechenden Hals- und Rumpfstreifen zeigen sich noch weitere noch blassere, wohl Schattenstreifen entsprechende Linien, welche an die zahlreichen, unscharfen, senkrechten Streifen der Zebra-Eselhybriden erinnern.

Die abgerundeten *O h r e n* waren schon bei der Geburt 16,5 cm lang, so lang als die Ohren des Zebraaters und nur etwa 6—7 mm kürzer als die der Mutter. Im Alter von 6 Monaten hatten sie schon eine Länge von ca. 19 cm. Der Kopf ist relativ kurz. Von den Abzeichen der Mutter keine Spur. Die *M ä h n e*, anfänglich aufrecht, kurz und zebraartig, war im Alter von 6 Monaten 20—25 cm lang, d. h. fast so lang wie bei einem gleichaltrigen Pferdefüllen und mit Ausnahme ihres vorderen und hinteren Endes frei nach rechts überhängend. Das Haar zwischen den Ohren bildet einen nach vorn gerichteten *H a a r s c h o p f*. Der *S c h w e i f* ist schwerer als bei irgendeinem andern Hybriden und in seinem oberen Teile relativ lang behaart.

An den *K ö t e n* kurze Haarbüschel. Die vorderen *K a s t a n i e n* sind relativ fast so groß wie beim Zebra, aber annähernd so stark vorgewölbt wie bei einem genuinen Clydesdale-Füllen. Nur

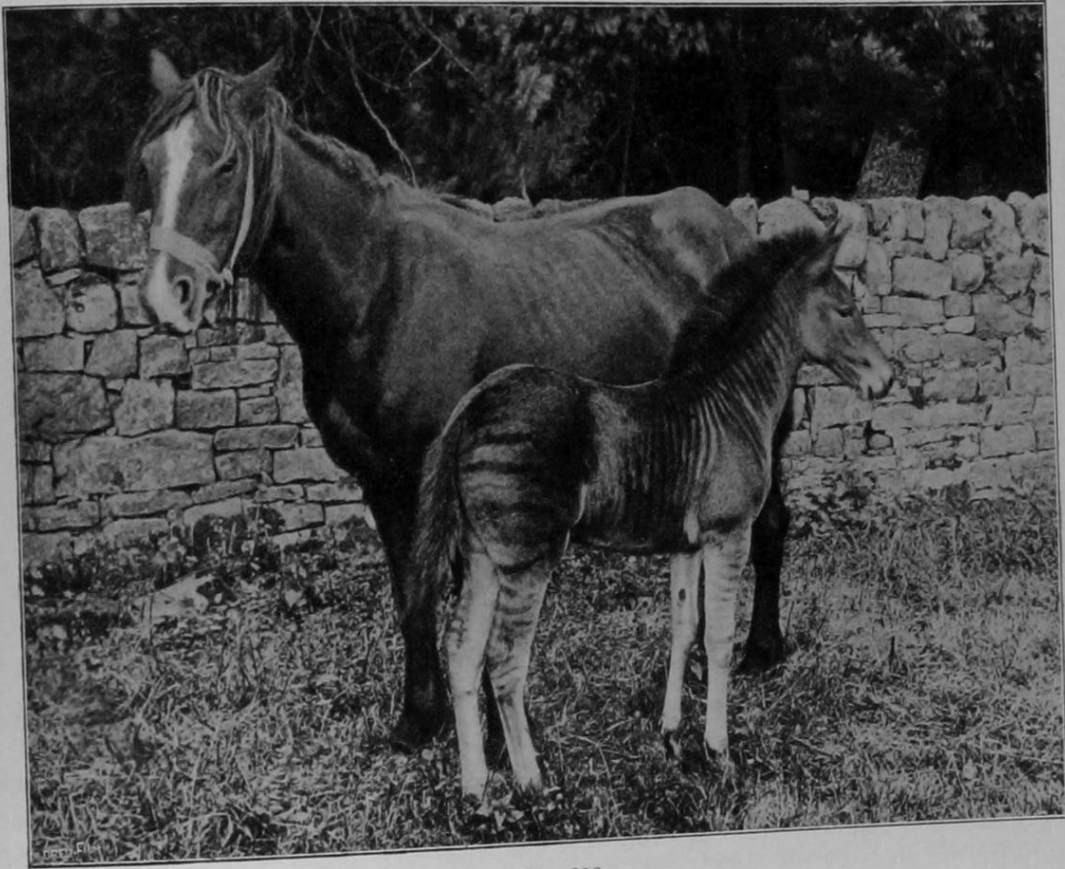


Fig. 218.

Die Zebrule Brenda mit ihrer Mutter Lady Douglas, nach einer von EWART erhaltenen Photographie, ohne Altersangabe.

das linke Hinterbein trägt eine und zwar kleine, vorgewölbte Kastanie. Am rechten Hinterbein findet sich nicht einmal das Rudiment einer solchen. Die Hufe sind zebraähnlich und bedeutend kleiner als bei gleichaltrigen Clydesdale-Füllen. Die Form der Nasenlöcher ist etwas weniger zebraähnlich als bei den übrigen Hybriden. Die Schnauze erinnert mehr an die Mutter als an den Vater, da die Unterlippe relativ lang ist.

Im Juni 1898 warf Lady Douglas ein zweites hybrides Stutenfüllen von Matopo, Black Agnes. Von dieser Bastardstute wird angegeben (1902), daß sie höher im Widerrist ist (1,43 m) als Brenda und feinknochiger; daß sie fast ganz schwarz ist (wie einer der Vorfahren der Mutter), so daß die im übrigen reich-

lich entwickelten Streifen schon aus der Entfernung von wenigen Metern kaum unterschieden werden können und daß ferner Black Agnes von Anfang an aktiver und selbständiger, im Temperament zebraähnlicher als Brenda war. In seinen „Penycuik Experiments“ sagt EWART (1899) ferner folgendes: Bei der Geburt zeigten sich bei Black Agnes auf dem Hinterrücken Wasserzeichen („water-marks“) und blasse Streifen zugleich mit den charakteristischen Pigmentstreifen und Fleckenreihen der Hybriden. Es scheint, daß Vorfahrenmerkmale des Pferdes und solche des Zebras superponiert vorkamen.

C. Kreuzung mit der hellbraunen Pferdestute Biddy. Biddy (Fig. 219) war ein „3-parts-bred“ Irländer Pony, ca. 1,43 m hoch. Sie wurde im Juni 1896 von Matopo gedeckt und gebar im Mai 1897 den hybriden



Fig. 219.

Der Zebrule Remus im Alter von 4 Tagen, mit seiner Mutter Biddy. Nach EWART 1902.

Remus (Fig. 219). Dem H a b i t u s nach erinnert dieser Bastard eher an die Pferdemutter, im Charakter jedoch mehr an den Vater. Remus war im Alter von 1 Jahre größer als Romulus. Er versprach, bei normaler Entwicklung ca. 1,4 m groß zu werden. Die Grundfarbe ist lebhaft hellbraun („rich light bay“). Die Streifen heller als bei Romulus, rotbraun. Die Streifung ist reichlich und deutlich und stimmt, mit Ausnahme des Gesichts, mit der von Romulus im wesentlichen überein. Schon bei der Geburt indessen

waren schon mehrere Querreihen von Flecken auf der Kruppe zusammengefloßen.

Das Gesicht etwas länger als bei Romulus. Die Ohren übereinstimmend, bei der Geburt ca. 15 cm lang. Die Mähne war anfangs etwas nach rechts überhängend, richtete sich dann aber auf und blieb aufrecht stehend. Nicht nur in der Form der Mähne, sondern auch in der Beschaffenheit des Schwanzes, der Hufe und des Pelzes ist Remus von allen Hybriden am meisten zebraähnlich. An der Schwanzwurzel finden sich drei Querstreifen. Kastanien zeigen sich bei Remus an beiden Beinpaaren. Die vorderen sind groß, liegen im Niveau der Haut und sind zebraähnlich, die hintern sind klein, schmal, gewölbt, pferdeähnlich.

Telegonieversuche mit hellbraunen Stuten. 1. Die hellbraune Araber-Halblutstute Laura wurde im April 1897 von Matopo gedeckt. Es erfolgte nach 6 Wochen eine Fehlgeburt. Eine zweite Deckung im Juli hatte keinen Erfolg. Dann wurde Laura im August mit dem Vollblut-Fuchshengst Lockstitch gepaart und gebar im Juli 1898 ihr erstes Pferdefüllen. 1899 folgte ein zweites, ebenfalls von Lockstitch und 1900 ein drittes von dem hellbraunen Araber-

hengst Syrian. Keines der drei Pferdefüllen ließ in irgendeiner Weise irgendwelche Zebraerkmale erkennen.

2. Nachdem die obengenannte, hellbraune Stute Rona von Matopo jenes Bastardfüllen erhalten hatte, welches im Alter von drei Monaten starb, wurde sie von dem hellbraunen Ponyhengst Mars Royal besprungen und warf 1899 ein Füllen, das zu keiner Zeit irgendwie an ein Zebra erinnerte.

3. Wir haben oben vernommen, daß die hellbraune Clydesdale-Stute Lady Douglas von Matopo 1897 den Bastard Brenda und 1898 von demselben Zebrahengste den Bastard Black Agnes erhalten hat. 1898 wurde sie noch wiederholt von Matopo gedeckt, aber erfolglos. Darauf wurde 1899 Lady Douglas mit Mars Royal gepaart und zeugte 1900 ein Füllen, an dem man nicht das geringste Zebraerkmale erkennen konnte. Aus der Paarung mit dem Hengste Syrian gebar sodann Lady Douglas ein zweites, legitimes Pferdefüllen, das ebensowenig irgend etwas spezifisch Zebraartiges an sich hatte.

4. Die hellbraune Irländer Ponystute Bidy, die 1897 den von Matopo gezeugten Bastard Remus geboren hatte, wurde noch im Mai desselben Jahres von dem Hengste Tupgill besprungen und gebar 1898 ein Füllen, das in Nichts an ein Zebra erinnerte. Am 6. Juni wurde Bidy neuerdings mit Matopo gepaart, aber erfolglos. Darauf wurde sie mit dem Hackney-Fuchshengst Gold gepaart und gebar 1899 ein Hackneyfüllen, das nicht das geringste von einem Zebra an sich hatte. Nach wiederholter erfolgloser Paarung mit Matopo wurde Bidy 1899 wiederum mit Gold vereinigt und erhielt von ihm 1900 ein zweites Füllen. Auch an diesem ließ sich nichts wahrnehmen, was auf vorhergehende Paarungen der Mutter mit dem Zebrahengst Matopo oder auf die Schwangerschaft mit dem Bastarde Remus hingewiesen hätte.

5. Kreuzung von Matopo mit gescheckten Stuten.

Unter fünf gelb und weißen („skewbald“) und grau und weißen („blaubald“) Scheckstuten, die EWART zu seinen Versuchen herbeizog, ließen sich nur zwei von



Fig. 220.

Der Zebrule Sir John. Nach einer von Prof. EWART erhaltenen Photographie. Altersangabe fehlt.

Matopo befruchten. Und nur eine erzeugte lebende, hybride Nachkommenschaft, *Tundra*, eine gelb und weiß gescheckte, ca. 1,22 m große, irländische Ponystute.

Tundra hatte 1893 bald nach ihrer Ankunft von Island ein falbes Füllen unbekannter Vaterschaft geboren. Am 18. Juni 1896 ließ sie EWART durch Matopo beschälen. Sie gebär darauf im Mai 1897 das hybride Stutenfüllen *Hekla*.

Über diesen Bastard *Hekla* macht EWART nur wenige Mitteilungen. Das Füllen machte, abgesehen von den maultierartigen Ohren und dem Schwanz, in seinem *Habitus* aus einiger Entfernung fast den Eindruck eines Pony- oder Wildpferdfüllens. Im Alter von $7\frac{1}{2}$ Monaten war es ca. 1,1 m hoch. Anfangs war es lang- und rauhhaarig. Die *Grundfarbe* war dunkelfalb oder leder-



Fig. 221.

Der Zebrule Sir John (links) mit seiner Mutter, der gescheckten Isländischen Ponystute *Tundra* (Mitte) und seiner nachgeborenen Halbschwester *Circus Girl* (rechts), letztere aus der Kreuzung mit einem hellbraunen Shetland-Pony-Hengst. Nach EWART 1900.

falb. Die *Mähne* war beiderseitig heruntergebogen. Die vorderen *Kastanien* waren vorgewölbt, die hinteren fehlten. *Hekla* war blaß und auf dem Nacken und über dem Hinterrücken undeutlich *gestreift*. Sie war von allen Hybriden in der Farbe die dunkelste, im übrigen in *Zeichnung* und *Habitus* im allgemeinen mit *Romulus* übereinstimmend. Sie hatte viel mehr die *Bewegungsweise* und den *Gang* eines Hackneypferdes als eines Zebras.

Tundra (Fig. 221) wurde im Juni 1898 neuerdings von Matopo gedeckt und gebär im Juni 1899 den Bastard *Sir John* (Fig. 220, 221). Von diesem Hybriden sagt EWART, daß er im *Habitus*, *Charakter* und *Temperament* mehr ein Pony als ein Zebra ist. Die *Grundfarbe* ist gelbfalb (eine

Art Kakigelb). EWART meint, daß Sir John wahrscheinlich die Grundfarbe der gemeinsamen Vorfahren von Pferd und Zebra in wundervoll genauer Weise wiederholt. Die helle Grundfarbe trägt dazu bei, die reiche Streifung besonders scharf und deutlich hervortreten zu lassen. Uneingeweihte haben das Tier oft für ein Zebra gehalten. Nur auf der Kruppe ist die Zeichnung blaß, und die Streifen sind unterbrochen.

Telegonieversuche. Nachdem Tundra am 22. Mai 1897 das Bastardfüllen Hekla geboren, ließ sie EWART am 24. Juli durch den hellbraunen Shetlandpony Basil decken. Das Produkt dieser Paarung, das Stutenfüllen Circus Girl, wurde am 15. Juni 1898 geboren. Circus Girl (Fig. 221) ist das Abbild ihrer Mutter. Sie gleicht ihr in Habitus, Temperament und Bewegung (sie ist wie die Mutter ein Schrittgänger „pacer“) ebenso sehr wie in Farbe und Zeichnung, ist aber von einem Zebra so verschieden, wie ein Pony nur sein kann.

Der nächste Versuch ist besonders elegant und demonstrativ. Nachdem Tundra am 4. Juni 1899 den Hybriden Sir John geboren hatte, wurde sie am 12. Juni neuerdings von Matopo beschält, ohne daß sie empfing. Die Paarung mit Matopo wurde am 1., 3. und 5. August wiederholt. Am 4., 5., 7. und 23. August ließ EWART sodann den hellbraunen Araberhengst Syrian zur Deckung zu. Am 25. und 27. August endlich wurde Tundra nochmals von Matopo belegt. Jetzt endlich hatte sie empfangen, und man war in interessierten Kreisen allgemein auf das Resultat gespannt. Für Tundra war die Gelegenheit doch wohl reichlich vorhanden gewesen, sich sowohl direkt als indirekt durch Matopo zu infizieren. Welcher Natur würde wohl das zu gebärende Füllen sein? Ein Hybride oder ein reines Pferd; oder teilweise Scheck, teilweise Zebra? Die Geburt erfolgte am 17. Juli 1900. Das Füllen, es war weiblichen Geschlechts, zeigte nun, wie Circus Girl, sehr genau die Färbung und Scheckzeichnung seiner Mutter, während es in anderer Beziehung eine Zwischenstellung zwischen den elterlichen Formen einnahm und in der Gestalt mehr dem väterlichen Araberpfers glich.

(Ich mache darauf aufmerksam, daß auch hier die Scheckzeichnung bei der genuinen Pferdekreuzung vollkommen dominiert, während sie gegenüber der Zebrastreifung des Vaters gänzlich zurücktritt. A. L.)

Außer den im vorstehenden referierten Experimenten mit fuchsfarbenen, schwarzen, hellbraunen und gescheckten Stuten hat EWART mit seinem Matopo bis 1902 noch Versuche mit 17 anderen Pferdestuten angestellt, unter denen sich gelbfalbe, gefleckte und Schimmel befanden. Nur bei zweien trat hybride Befruchtung mit dem Zebrahengst ein. Die Versuche fielen ausschließlich im Sinne der Bestätigung aus.

XVIII. Bastarde zwischen Pferdehengsten und Zebrastuten. Zebrinnen. Ewart.

In EWARTS „Guide to the zebra Hybrids“ 1900 finden sich auch kurze Angaben und mehrere gute Abbildungen von „Zebrinnen“ (Zebroiden) aus der Kreuzung von Pferdehengst und Zebrastute. Diese Mitteilungen beziehen sich auf Zebrinnen, die von Lady MEUX im Theobald Park gezüchtet worden sind (Fig. 222), durch Kreuzung einer Chapman-Zebrastute mit drei verschiedenen Ponies. Namentlich die Intensität der Streifung ist sehr variabel, und ihre Deutlichkeit hängt auch hier wieder von der Grundfarbe ab und diese letztere wird zweifellos, wenigstens teilweise, von der konstitutionellen Erbformel der Farbe des Pferdealters bestimmt. In Zahl und



Fig. 222.

Drei Zebrinnen aus der Zucht von Lady Meux aus der Kreuzung einer Chapman-Zebrastute (*Hippotigris quagga* subsp. *chapmani*) mit drei Ponyhengsten von verschiedener Rasse. Nach EWART 1900.



Fig. 223.



Fig. 224.

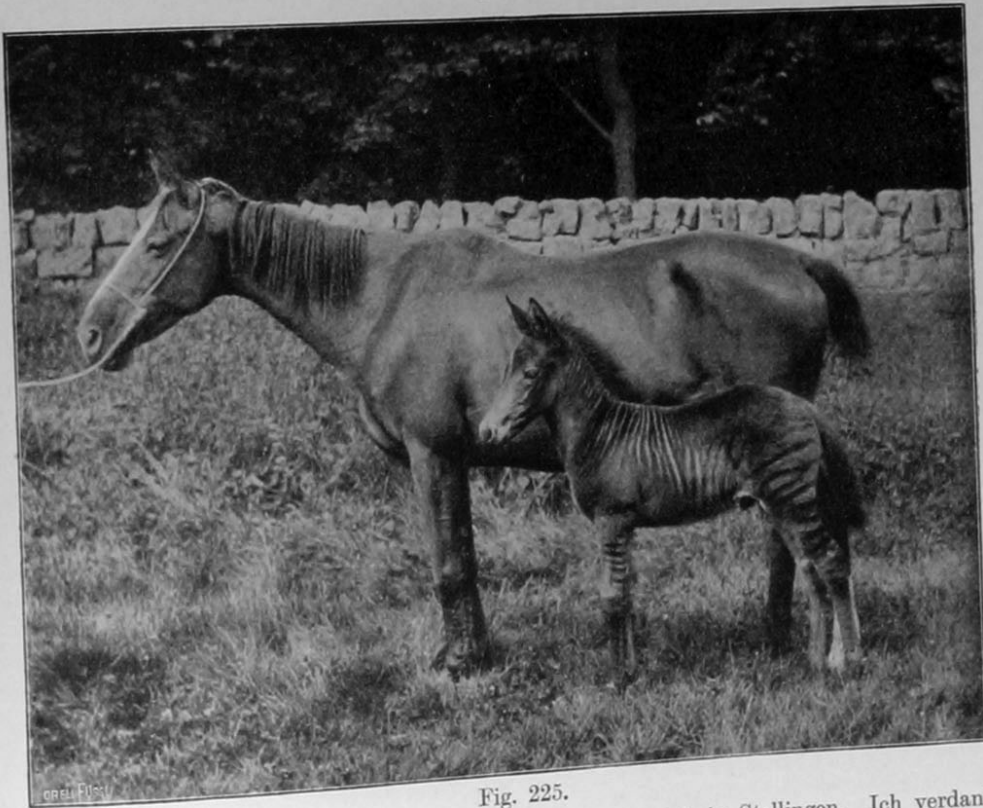


Fig. 225.

Fig. 223—225. Figuren von Zebroiden aus Hagenbecks Tierpark in Stellingen. Ich verdanke die Photographien Herrn Dr. A. SOKOŁOWSKY.

Arnold Lang, Experimentelle Vererbungslehre.

Anordnung der Streifen zeigen sich deutliche Annäherungen an die Zeichnung der Zebrulen und Abweichungen von der Zebramutter. Wenn es mir auch nach den von EWART publizierten und anderen mir zu Gesicht gekommenen Abbildungen scheint, daß die Zebrinnen durchschnittlich etwas blasser gestreift sind als die Zebrulen, so würde ich die Annahme eines typischen Unterschiedes zwischen diesen reziproken Bastarden doch für ganz voreilig halten. Im allgemeinen ist ihr Aussehen vielleicht etwas pferdeähnlicher als das der Zebrulen.

Ich füge zur Ergänzung der bildlichen Darstellung noch fünf weitere Abbildungen von Zebroiden hinzu, die wahrscheinlich ausnahmslos Zebrulen, d. h. also Bastarde von Zebrahengst und Pferdestute sind. Zu den drei ersten (Fig. 223

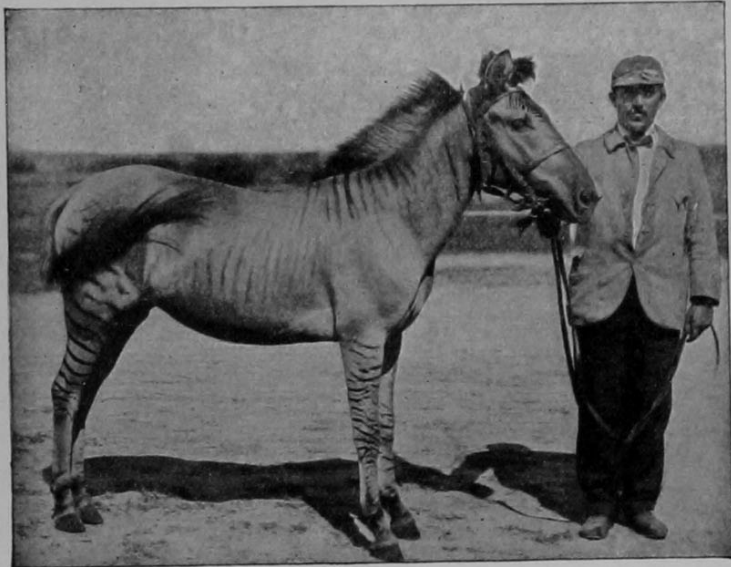


Fig. 226.

Pariser Zebroid, nach TROUESSART.

bis 225), welche Zebroiden aus HAGENBECKS Tierpark in Stellingen darstellen, hat mir ALEX. SOKOLOWSKY die vorzüglichen Photographien gütigst zur Verfügung gestellt. Die Mutter des Zebroiden der Fig. 223 ist ein englisches Vollblutpferd; diejenige des Zebroiden der Figur 224 ein Shetlandpony. Figur 225 zeigt ein überaus graziles, ganz junges Zebroidfüllen neben seiner Mutter. Fig. 226 ist ein in Paris gezogenes Zebroid; die Fig. stammt aus einem Artikel von TROUESSART.

Fig. 244, S. 891 zeigt uns ein von IWANOFF durch künstliche Befruchtung einer Pferdestute mit lebendem Sperma eines Chapmanzebrahengstes erzielt Zebroid aus Ascania-Nowa. Nach IWANOFF.

XIX. Ewart über die Fruchtbarkeit bzw. Unfruchtbarkeit der Zebroiden.

Was EWART mitteilt, ist sehr spärlich und datiert von 1900, eine Zeit, wo die ältesten seiner Zebroiden noch sehr jung waren. Bei dem 2 Jahre alten Romulus schien der Geschlechtsapparat voll entwickelt und auch die geschlechtlichen Instinkte. (Wie Matopo hatte Romulus große Zitzenwarzen. Im Gegensatz zu beiden Elternarten aber war die Haut des Hodensacks vollständig behaart; zweifellos ein weiterer Fall von Kreuzungsatavismus.) Doch waren die Spermien nicht oder noch nicht frei. Bei einem dreijährigen, männlichen Zebraeselbastarde waren die Spermien ebenfalls noch nicht ganz reif. Bei beiden war der Schwanz noch nicht ganz entwickelt.

Was die Zebroidenstuten anbetrifft, so erwähnt EWART zunächst, daß die drei erwachsenen Zebrinnenstuten von Lady MEUX „bis jetzt“ unfruchtbar gewesen seien. Er fügt hinzu, daß sie sich wohl fortpflanzen würden, wenn sie in Südafrika in freier Gesellschaft mit Pferde-, Zebra- oder

Eselhengsten lebten. Bei dem verendeten, jährigen, hybriden Stutenfüllen Hekla waren die Geschlechtsorgane fast ganz übereinstimmend mit denen eines jungen Burchellzebras und in vieler Beziehung denjenigen des Pferdes unähnlich. Die Geschlechtsorgane einer anderen, zehnjährig verendeten Zebroidenstute waren wie die von Heckla, mit dem Unterschied, daß eines der Ovarien mehrere kleine und ein großes, ca. 32 mm im Durchmesser haltendes Graafsches Follikel zeigte, welches letzteres wohl ein fast reifes Ei enthalten haben mochte. Das scheint, sagt EWART, eher zugunsten der für die Maultiere öfter geäußerten Ansicht zu sprechen, daß wenigstens die weiblichen Bastarde gelegentlich fruchtbar sein können. Aus eigener Erfahrung teilt EWART mit, daß ein dreijähriges Maultier, dessen Mutter ein New Forest Pony war, sich mit Shetland- und Welsh-Ponies und mit dem schon genannten Zebra-Esel-Bastarde als unfruchtbar erwies, und daß sich dasselbe bei der Paarung eines neunjährigen Zebrinnen mit Araber- und Clydesdalepferden zu ergeben scheine. Es sind aber doch wohl hier beide hybriden Versuchstiere männlichen Geschlechts. Vgl. den zweiten und dritten Anhang zum Kapitel Säugetiere.

XX. Ewarts Zusammenfassung.

Leider datiert das einzige mir bekannte Resumé, das EWART über die von ihm gezogenen Zebroiden (Zebrulen) gegeben hat, schon aus dem Jahre 1899 (Peny-cuik, S. 99—100). Aber es verdient trotz der beschränkten Erfahrungsbasis mitgeteilt zu werden. Es lautet folgendermaßen:

Die aus der Kreuzung des Chapman-Zebrahengstes Matopo mit Pferdestuten verschiedener Stämme und Rassen entstandenen Zebrulen unterscheiden sich in mancher Beziehung von beiden Eltern. Trotzdem kann man von ihnen, mit Ausnahme weniger Punkte, kaum sagen, daß sie eine intermediäre Stellung einnehmen, daß sie das ideale Mittelgebilde der vereinigten Eigenschaften beider Eltern, der nächsten Vorfahren, darstellen. Intermediär sind sie in der Farbe, in Gestalt und Habitus, Charakter und Gewohnheiten. Von ihren Pferdemüttern unterscheiden sie sich durch ihre ausgesprochene Streifung, von ihrem Zebravater durch die Zahl und Anordnung der Streifen. Das Interessanteste und Wichtigste aber ist vielleicht, daß sie in Zahl und Anordnung ihrer Streifen von der väterlichen Varietät, ja der ganzen väterlichen Species abweichen und nahe übereinstimmen mit den Somali- oder Kaiserzebras (*H. grevyi*) oder sogar noch ein einfacheres und primitiveres Verhalten darbieten, wie z. B. in den 24 Halsstreifen und darin, daß sie in einigen Fällen Querreihen von Flecken anstatt Querstreifen auf der Kruppe besitzen. (Wie mir die Photographien mehrerer Zebrulen aus Paris und Hamburg und diejenigen von Zebrinnen mit großer Wahrscheinlichkeit zu lehren scheinen, herrscht bei allen Zebroiden eine große Uniformität in der Anordnung und reichlicheren Zahl der Streifen. A. L.) Man kann sagen, daß die Hybriden dem väterlichen Zebra folgen in den Nasenlöchern, den Hufen und in geringerem Maße den Kastanien, ferner darin, daß die Hengste zwei Zitzenwarzen besitzen. Intermediär sind sie, wie schon gesagt, im Habitus im allgemeinen, aber im speziellen sind intermediär ausgebildet die Ohren, die Augen, der Hals, das Widerrist, das Hintergestell, die Mähne und der Schwanz. Der Kopf ist etwas lang, und hierin erinnern sie an das Somalizebra. Die langen, gebogenen Augenwimpern aber haben sie, wie es EWART scheint, weder vom Pferde noch vom Zebra. Das mediodorsale Pigmentband ist bei den Hybriden, ungleich ihrem Zebravater, jederseits von einem

schmalen, gelben Streifen begleitet, ähnlich wie beim Somalizebra, wo das Rückenband in mehr als der Hälfte seiner Länge jederseits von einem hellen Raum eingefasst ist.

(Ich mache hier meinerseits noch auf einen Punkt aufmerksam, der weder von EWART noch von anderen betont worden ist. Unter den bekannten Pferdeltern mir aus Abbildungen bekannter Zebroiden finden sich mehrere mit weißen Abzeichen an Kopf und Füßen, und es finden sich weiße Schecke darunter. Bei keinem einzigen der Zebroidennachkommen selbst ist die weiße Farbe in Form von Abzeichen oder Scheckzeichnung aufgetreten. A. L.) Eine Art Zebra-streifung erwies sich überall als dominant.

XXI. Charakter, Temperament, Kraft, Ausdauer, Leistungsfähigkeit der Zebroiden. Ewart, Sokolowsky.

Es handelt sich hier um Eigenschaften, die neuerdings aus praktischen Gründen im Vordergrund des öffentlichen Interesses, namentlich in Deutschland und England, stehen, weil die Frage lebhaft ventiliert wird, ob in Afrika und anderen Tropenländern die unter Klima und Viehseuchen schwer leidenden Pferde, Esel und Maultiere, eventuell teilweise sogar die Kamele, durch Zebroiden ersetzt werden können. Man denkt dabei an die Möglichkeit, daß die Zebroiden von den Zebraeltern Immunität gegen die Tsetse-Seuche (Nagana) und größere Widerstandskraft gegen die verderblichen Einflüsse des tropischen Klimas erben könnten. In dieser eminent wichtigen Frage blieb es, wenigstens bis vor wenigen Jahren, bei der bloßen Vermutung oder Hoffnung. Ob ganz neuerdings sachkundige Untersuchungen, die von verschiedenen Seiten in Gang gesetzt worden sind, zu bestimmten Resultaten geführt haben, entzieht sich meiner Kenntnis. Ich beschränke mich deshalb auf die Mitteilung von in Europa gemachten Erfahrungen über solche Eigenschaften der Zebroiden, die für ihre Verwendung als Nutztiere in Betracht kommen. Das Wort erteile ich wiederum in erster Linie dem so erfahrenen englischen Fachmann EWART.

Man glaubt allgemein, sagt EWART, die Hybriden hätten einen wilden Charakter. Daß die Zebroiden wild seien, wäre sicherlich eine unzutreffende Behauptung. Es würde der Wahrheit näher kommen, zu sagen, daß sie gewöhnlich besser imstande sind, auf sich zu achten und sich zusammenzunehmen („to take care of themselves“) als reinrassig gezüchtete Tiere der genuinen Arten. Sie sind wachsender, aufgeweckter, lebhafter und samt und sonders kräftiger und intelligenter. Von Anfang an sind sie freundlicher, zutraulicher und neugieriger als gewöhnliche Füllen. Sie lernen leicht und schnell. Sie erschrecken leicht, aber gewöhnen sich leicht an die Dinge, die sie erschreckten. Mit Zeit und Sorgfalt lassen sie sich für jegliche Arbeit abrichten. Nach EWARTS vielleicht etwas gewagter Behauptung ist die Ausdehnung der Streifung ein bequemer Index des Charakters. Die außerordentlich zebraähnliche Norette ist empfindlich gegen jede Beeinträchtigung ihrer Freiheit, während andere Zebroiden sich so leicht abrichten lassen, wie gleichaltrige Ponies. Sie sind nicht so nervös, wie die meisten Pferde. Nach seinen eigenen Erfahrungen ist das große Kaiserzebra vom Somaliland zutraulicher als die

Burchell-Zebras und bedeutend gelehriger als die Bergzebras. Es ist aller Grund zu der Annahme vorhanden, daß Zebroiden aus der Kreuzung des großen Somali-zebras mit dem Pferde eine für Indien und Afrika besonders glückliche und nützliche Mischung liefern würden.

Wenn es Maultiere gibt, die am Widerrist 1,8 m hoch und in Riesenexemplaren sogar bedeutend höher werden, so ist es, meint EWART, denkbar, daß man noch größere Zebroiden züchten kann, solche, welche z. B. Zelte zu transportieren vermöchten und so das rasch verschwindende indische Kamel ersetzen könnten. Die Leistungsfähigkeit der Zebroiden wird auch durch ihren Bau dokumentiert: ihre Beine sind ausgezeichnet, ihre Hufe lassen nichts zu wünschen übrig, das Hintergestell ist gut gebaut, und die Schultern lassen sich durch die Wahl geeigneter Zuchtstuten vorteilhaft beeinflussen. An Ausdauer stehen sie sogar in England obenan. In heißen Gegenden würden sie voraussichtlich den Pferden und Maultieren, die so leicht den Tropeneinflüssen unterliegen, noch bedeutend mehr überlegen sein.

Es ist in Deutschland allgemein bekannt, daß der verstorbene, hochbegabte Tierzüchter CARL HAGENBECK echte Wildzebras (Kilimandscharo-Zebras, *Equus böhmi*), die früher als fast unzählbar galten, so weit dressiert hat, daß er mit einem Zebrazweigespann spazieren fuhr und daß sich einige seiner Zebras auch als Reittiere benutzen ließen. HAGENBECK hat sich selbst lebhaft mit der Zebroidenzucht beschäftigt und seine Zöglinge zu verschiedenen Dienstleistungen abgerichtet. Mein früherer Schüler, ALEXANDER SOKOLOWSKY, welcher im Steller Tierpark lange Jahre HAGENBECKS Assistent war, und dem ich sehr instruktive Bilder Hamburger Zebroiden verdanke (Fig. 223—225, S. 832 und 833), faßt (1908) seine Beobachtungen und Eindrücke in folgenden Sätzen zusammen: „Da es im Belieben des Züchters liegt, durch Kreuzung mit schweren oder leichten Pferderassen die Nutzeigenschaften der Zebroiden im wesentlichen zu bestimmen, läßt sich für die verschiedenen Bedürfnisse, sei es zum Reiten oder zum Fahren, treffliches Tiermaterial herauszüchten. Diese Zebroiden sind äußerst zähe, starke und flinke Geschöpfe, die als Gebrauchstiere fast unverwundlich sind. In ihrem Körperbau wie in ihrem Wesen vereinigen sich Zebra- und Pferdeeigenschaften zu einer glücklichen Mischung, so daß die Tiere ihrem Besitzer wirklich Nutzen bringen.“ SOKOLOWSKY scheint hier auch im Sinne von HAGENBECK gesprochen zu haben, von dem GRIFFINI die enthusiastische Prophezeiung zitiert, daß die Zebroiden die Maultiere des 20. Jahrhunderts sein werden.

XXII. Schlußwort.

Es hat keinen Zweck, die im Vorstehenden mitgeteilten Angaben über die Beziehungen der Zebroiden zu ihren elterlichen Typen zu diskutieren. Für eine Vererbungslehre, die von exakten und namentlich biometrisch genau untersuchten Grundlagen getragen, sich von den uns bekannten genetischen Gesichtspunkten durchdringen läßt, können sie, so interessant sie an und für sich sind und so verdienstvoll ihre Ermittlung war, zurzeit noch nicht verwendet werden. Dazu sind sie noch viel zu wenig zahlreich und auch biometrisch viel zu ungenügend unter-

sucht. Es sind ja auch die Erblchkeitsverhältnisse der in Betracht kommenden Merkmale der Elternformen nicht oder ganz ungenügend bekannt. Das einzige, worüber wir einigermaßen zuverlässig orientiert sind, bezieht sich auf die Färbung und Zeichnung beim Pferde. EWART hat sehr verschiedene Pferdesippen bei seinen Kreuzungen verwendet, und alle seine Pferdestuten waren schon im gewöhnlichen, groben Sinne der Züchter unrein, genotypisch, aber jedenfalls im höchsten Grade kompliziert heterozygotisch, mit zahlreichen kryptomeren Anlagen. Von jeder Stute hat er nur einen oder ganz wenige (höchstens drei) Hybride ziehen können. Die interessanteste und am meisten suggestive Ermittlung scheint mir die zu sein, daß sich die Zebrastraffung der Hybriden durchgängig in charakteristischer Weise von der der elterlichen Zebraform unterscheidet und sich stark derjenigen einer ziemlich weit abstehenden Art nähert. Ob die nächste Zukunft der Wissenschaft Gewinn bringen wird, den sie vielleicht mit Zins und Zinseszins zurückzahlen könnte, ist mehr als zweifelhaft. Wenn nur die Regierungen unserer mit Kolonien gesegneten Kulturstaaen sich entschließen könnten, dafür zu sorgen, daß in den vorhandenen oder zu gründenden Zuchtgestüten genaue Protokolle sorgfältig fortgeführt werden. Damit diese Protokolle verwertbar würden, wäre es freilich nötig, daß sie wenigstens unter der Aufsicht wissenschaftlich und speziell genetisch gebildeter Beamter angefertigt würden. Bei der Aufstellung der Fragenschemata, für die Technik der zur Beantwortung nötigen Feststellungen und die Anlage der Kreuzungszuchten müßten überhaupt auch die Wissenschaftler zu Worte kommen. Am ehesten würde vielleicht in diesen Richtungen etwas erreicht werden, wenn man den maßgebenden Instanzen insinuieren könnte, daß eine unter Beiziehung oder doch Zulassung wissenschaftlicher Gesichtspunkte betriebene Zucht der Zebroiden als militärisch, etwa zum Transport von Kanonen, wichtiger Tiere, möglicherweise von einigem Werte sein könnte.

Zweiter Teil.

Wiederkäuer. *Ruminantia*.

A. Das Rind. *Bos*.

XXIII. Vererbung der Farbe und Zeichnung beim Hausrind (*Bos taurus* L.). Raymond Pearl, Spillman, Miß A. Barrington und Karl Pearson, James Wilson, Laughlin, Kiesel.

Raymond Pearl (1907) berichtet über einen interessanten Fall der Farbenvererbung bei Rindsdrillingen. Der Fall ereignete sich am 20. Juni 1907 in einem Landgute in der Nähe von Waldoboro, Maine. Die drei Kälber waren bei der Geburt und blieben bis zum Datum der Beschreibung (wohl Dezember 1907) unter der normalen Größe, doch im übrigen ganz normal. Die Mutter, zur Zeit der Geburt der Drillinge als 7 Jahre alt geschätzt, war ein sehr fruchtbares Tier, denn

sie hat im ganzen 10 Kälber geboren und zwar zweimal Zwillinge und sodann im Juni 1907 eben die in Frage stehenden Drillinge.

Mutterkuh: Eine rassige Guernsey-Kuh („grade Guernsey“) von der für diesen Stamm typischen, hell gelblich-rotbraunen Haarfarbe („light yellowish-fawn“). Kopf wie bei der Rasse farbig. Mit weißem Stirnabzeichen.

Vater: Ein Hereford-Bulle mit dem weißen Gesicht und dem annähernd einfarbigen Körper dieser Rasse („nearly solid coloured body“ heißt es im Original; ich weiß nicht ob die Übersetzung zutrifft.) In der Aszendenz wenig Holsteiner Blut. Die Haarfarbe ist schwarz (vielleicht wegen dieser Beimischung) anstatt dunkelrot wie bei der reinen Herefordrasse.

F₁-Generation. 3 Kälber, ein ♂ und 2 ♀.

Das Stierkalb. Ein mit Bezug auf die Haarfarbe typisches Guernsey-Rind; auch mit einer Farbenverteilung, welche mit derjenigen der Mutter sehr nahe übereinstimmt.

Die beiden Kuhkälber: Beide sind typische Herefords-Rinder, sowohl in Farbe als Zeichnung (Kopf farbig, mit Blässe). Das Farbmuster ist bei beiden nicht ganz genau übereinstimmend. Das eine nähert sich der väterlichen Nuance außerordentlich. Die Körperfarbe wird bei beiden allmählich dunkler.

Im Jahre 1912 kommt PEARL ausführlicher auf diesen Fall zurück. Er zeigt, daß man ihn mit Bezug auf die Färbung mit MENDELSchen Prinzipien erklären kann, wenn man eine oder zwei nicht unwahrscheinliche Annahmen macht. Von dem weißen Herefordgesicht ist nach PEARL bekannt, daß es über das farbige dominiert. Der Vater war wahrscheinlich mit Bezug auf die Kopfzeichnung sowohl als die Haarfarbe des Körpers heterozygotisch. Die Mutter war wahrscheinlich mit Bezug auf das farbige Gesicht homozygotisch. PEARSON nimmt ferner an, daß die rotgelbe Körperfarbe der Guernseyrasse über die rote dominiert. Dann ist von den Drillingen das Stierkalb mit Bezug auf das farbige Gesicht homozygotisch rezessiv und mit Bezug auf die dominante Guernsey-Körperfarbe heterozygotisch. Die Kuhkälber sind in ihrer dominanten weißen Gesichtsfarbe heterozygotisch und in ihrer rezessiven Körperfarbe natürlich homozygotisch.

Nach SPILLMAN (1907) erhält man bei der Kreuzung des schwarzen Aberdeen-Angus-Rindes mit der rot-weißen Herefordrasse schwarze F₁-Heterozygoten. Rückkreuzung dieser letzteren mit dem Herefordrind ergab schwarze und rote Tiere in ungefähr gleicher Zahl.

Miß A. BARRINGTON und KARL PEARSON haben in einer in der Biometrika vol. IV 1905—1906 erschienenen Abhandlung das von der „Shorthorn Society of Great Britain and Ireland“ herausgegebene „Coates' Shorthorn Herdbook“ benutzt, um statistische Erhebungen über die Beziehungen zwischen der Färbung von 2172 Kälbern und der ihrer Eltern anzustellen und zu prüfen, ob MENDELSche Gesichtspunkte in Frage kommen. Sie kommen im ganzen zu einem negativen Resultat. Sicher geht schon aus diesen Erhebungen hervor, daß das rotschimmelige („roan“) Shorthorn-Rind die hybride Form des weißen und des roten Shorthornrindes ist.

Nach BARRINGTON und PEARSON ist die Klassifikation der Shorthornvarietäten eine äußerst einfache Sache. Wie die Züchter unterscheiden sie:

1. rote, d. h. einfarbig rote Sippen,
2. rot mit wenig weiß, d. h. hie und da weiße Flecken oder Zeichen,
3. rot-weiß, d. h. rot und weiß gescheckt („particolour“),
4. rotschimmelig oder rötlichschimmelig („roan“), ein Gemisch von roten und weißen Haaren, und
5. weiß.

Die weißen Shorthorns sind nicht Albinos. Sie haben schwarze Augen und gelegentlich auch schwarze Nasen. Das Shorthornrot kommt in verschiedenen Abtönungen vor. Die Züchter unterscheiden dunkles und helles Rot und dementsprechend auch Rotschimmelig und Rötlichschimmelig. Im „Herdbook“ ist auf diese feineren Unterscheidungen keine Rücksicht genommen.

James Wilson hat sodann im Jahre 1908 das von BARRINGTON und PEARSON statistisch gesichtete Material von anderen Gesichtspunkten aus geordnet. Diese Autoren hatten unter anderem zwei Tabellen aufgestellt, in deren erster die männlichen Kälber zu ihren Eltern in Beziehung gesetzt sind, während dies in der zweiten mit den weiblichen geschieht. JAMES WILSON verschmilzt beide zu einer einzigen, indem er auf das Geschlecht der Kälber keine Rücksicht nimmt. Wir reproduzieren die so gewonnene Korrelationstabelle:

Haarfarbe der Mutterkühe	Haarfarbe der Zuchtbullen					Haarfarbe der Kälber beiderlei Geschlechts
	Rot	Rot mit wenig Weiß	Rot und Weiß	Rotschimmelig („roan“)	Weiß	
Rot	156	23	10	126	1	Rot
	23	12	6	20	—	Rot mit wenig Weiß
	11	3	3	15	1	Rot und Weiß
	6	1	5	167	40	Rotschimmelig
	—	—	—	4	—	Weiß
Rot mit wenig Weiß	18	8	—	22	—	Rot
	13	6	1	10	—	Rot mit wenig Weiß
	5	4	2	8	—	Rot und Weiß
	1	1	1	43	10	Rotschimmelig
	—	—	—	—	—	Weiß
Rot und Weiß	31	4	6	20	1	Rot
	12	4	1	15	—	Rot mit wenig Weiß
	23	10	18	21	—	Rot und Weiß
	4	5	1	81	18	Rotschimmelig
	—	—	—	—	—	Weiß
Rotschimmelig „roan“	117	19	14	86	—	Rot
	26	9	3	31	—	Rot mit wenig Weiß
	24	9	5	35	—	Rot und Weiß
	157	42	31	278	14	Rotschimmelig
	—	—	—	84	9	Weiß
Weiß	—	—	—	1	—	Rot
	1	—	—	1	—	Rot mit wenig Weiß
	2	—	1	1	—	Rot und Weiß
	45	7	8	33	—	Rotschimmelig
	—	—	—	15	3	Weiß

In längeren Ausführungen ergeht sich J. WILSON über den Ursprung der modernen englischen Shorthorn-Rinderrasse (wie vor ihm schon MIß BARRINGTON und PEARSON) und kommt zu dem Schluß, daß sie, jedenfalls was die Färbung anbetrifft, auf zwei Stammrassen zurückzuführen ist, die weiße römische und die rote sächsische. Er glaubt deshalb, daß man dieser Herkunft in der Farbenkreuzungstabelle Rücksicht tragen sollte, indem man nur drei Kategorien unterscheiden sollte, nämlich rote (inklusive rot mit wenig weiß

und rot und weiß gescheckt); 2. Rotschimmel (Hybride zwischen Rot und Weiß) und 3. weiße.

(Wir wollen hier die Zwischenbemerkung machen, daß es, ganz abgesehen vom diskutierbaren historischen Ursprung der Shorthorn-Rasse, aus den sicheren experimentellen Erfahrungen bei allen anderen untersuchten Säugetieren heraus, durchaus angezeigt ist, die Farbe getrennt von der Verteilung derselben [Scheckzeichnung usw.] zu betrachten. Das Verteilungsgesetz wird wahrscheinlich auch beim Rind polymer vorkommen und es ist offenbar noch ein [oder mehrere] Intensitätsfaktor für die Farbe im Spiel. A. L.)

Wir wollen also bloß das Vorkommen von Rot (E) und das Fehlen von Rot d. h. Weiß (e) auseinanderhalten und vorläufig annehmen, daß der heterozygotische Zustand (Ee) sich als rotschimmelig (rote und weiße Haare meliert) manifestiert. Dann vereinfacht sich die obige Tabelle in die nachstehende.

Haarfarbe der Mutterkühe	Haarfarbe der Zuchtbullen			Haarfarbe der Kälber
	Rot (EE)	Rotschimme- lig (Ee)	Weiß (ee)	
Rot (EE)	(438) 413	(276) 257	(0) 3	Rot (EE)
	(0) 25	(276) 291	(71) 68	Rotschimmelig (Ee)
	(0) 0	(0) 4	(0) 0	Weiß (ee)
Rotschimmelig (Ee)	(228) 226	(128,5) 152	(0) 0	Rot (EE)
	(228) 230	(257) 278	(11,5) 14	Rotschimmelig (Ee)
	(0) 0	(128,5) 84	(11,5) 9	Weiß (ee)
Weiß (ee)	(0) 4	(0) 3	(0) 0	Rot (EE)
	(64) 60	(25,5) 33	(0) 0	Rotschimmelig (Ee)
	(0) 0	(25,5) 15	(3) 3	Weiß (ee)

(Ich habe in Klammern die Zahlen gesetzt, die nach der theoretischen Berechnung erwartet werden. A. L.)

In der gewöhnlichen MENDELSchen Weise dargestellt, bekommen wir folgende Übersicht der statistischen (dies darf nicht außer acht gelassen werden!) Resultate:

	Rot (EE)	Rot- schimmelig (Ee)	Weiß (ee)
438 Kreuzungen von Rot \times Rot; $EE \times EE$ ergaben	413	25	—
Theoretische Erwartung	438	—	—
3 Kreuzungen von Weiß \times Weiß; $ee \times ee$ ergaben	—	—	3
Theoretische Erwartung	—	—	3
135 Kreuzungen von Weiß \times Rot; $ee \times EE$ ergaben	7	128	—
Theoretische Erwartung	—	135	—
514 Kreuzungen von Rotschimmelig \times Rotschimmelig; $Ee \times Ee$ ergaben	152	278	84
Theoretische Erwartung	128,5	257	128,5
1008 Kreuzungen von Rotschimmelig \times Rot; $Ee \times EE$ ergaben	483	521	4
Theoretische Erwartung	504	504	—
74 Kreuzungen von Rotschimmelig \times Weiß; $Ee \times ee$ ergaben	3	47	24
Theoretische Erwartung	—	37	37

Diese Zusammenstellungen sind in den Augen desjenigen, der weiß, daß auch die bestgeführten Herdenbücher nicht absolut zuverlässig sind, beweisend für die Annahme, daß die roten und weißen Shorthorn-rinder typisch mendeln, daß ihre Heterozygoten in sehr interessanter Weise intermediär sind (rote und weiße Haare gleichmäßig vermischt) und daß bei Inzucht der Heterozygoten eine F_2 -Generation entsteht, welche wohl sicher im theoretischen Zahlenverhältnis 1 : 2 : 1 spaltet in rote, intermediäre, d. h. Rotschimmel und weiße.

Als Quellen für Ungenauigkeiten in den Herdenbüchern, welchen vielleicht einige der Abweichungen von der strikten MENDELSchen Erwartung zuzuschreiben sind, führt WILSON an:

- a) Rot ist nicht immer von Rotschimmelig auf den ersten Blick leicht zu unterscheiden.
- b) Weiße Shorthorn-Rinder sind von geringerem Geldwerte als rotschimmelige oder rote. Manche von ihnen werden deshalb überhaupt nicht registriert, besonders solche, die auch sonst minderwertig erscheinen.
- c) Bei ungewissenhaften Züchtern kommt es vor, daß ein weißes Kalb gelegentlich als farbig registriert wird.

JAMES WILSON hat sich Mühe gegeben, diese Fehlerquellen so gut als möglich auszuschalten. Er hat zu diesem Zwecke die von BARRINGTON und PEARSON noch nicht benutzten Eintragungen im Band 52 (1906) des „Shorthorn Herd-book“ verwendet und zwar nur solche, die von erstklassigen und zuverlässigen Züchtern herrühren.

Zwei Quellen von Irrtum können übrigens nicht ganz vermieden werden: falsche Beschreibung und versäumte Eintragung von weißen Kälbern in den Registern. WILSON führt bestimmte Beispiele hierfür an. Er betont unter anderem das große Vorurteil der Züchter dem weißen Rindvieh gegenüber. Dieses läßt ganz besonders solche weißen Tiere als minderwertig erscheinen, deren Vater oder deren Mutter oder deren beide Eltern weiß waren. Denn in diesem Falle erwarten die Züchter von den weißen Tieren wiederum eine besonders zahlreiche weiße Nachkommenschaft. Und aus demselben Grunde kommt es so sehr selten vor, daß zwei weiße Rinder miteinander gekreuzt werden (3 Fälle unter 2172 Kreuzungen in der Statistik von MIß BARRINGTON und PEARSON, 1 Fall unter 1023 in WILSONS neuer Statistik!). — MIß BARRINGTON und PEARSON durchstöberten 14 Bände des „Herdbooks“ mit Daten über ungefähr 57 000 Kälber (ihre 2172 Kreuzungen sind nur ein Auszug auf Geratewohl aus diesem „Herdbook“) und fanden im ganzen bloß 91 Fälle, in denen weiße Rinder miteinander gekreuzt wurden. Von 91 Kälbern aus solchen Paarungen wurden 86 als weiß, 4 als rotschimmelig und eines als rot registriert. Die meisten Züchter behaupten selbst, daß Weiß \times Weiß nur Weiß gibt. Die 5 farbigen Kälber schreibt WILSON den angeführten Fehlerquellen zu.

Die Resultate der neuen Erhebungen von JAMES WILSON sind nun folgende:

	Rot (E E)	Rotschim- lig (E e)	Weiß (e e)
95 Kreuzungen von Rot \times Rot, E E \times E E, ergaben	90	5	0
Theoretische Erwartung	95	0	0
1 Kreuzung von Weiß \times Weiß, e e \times e e, ergab	0	0	1
Theoretische Erwartung	0	0	1
78 Kreuzungen von Rot \times Weiß, E E \times e e, ergaben	0	78	0
Theoretische Erwartung	0	78	0
370 Kreuzungen von Rotschimmelig \times Rotschimmelig, E e \times E e, ergaben	90	178	102
Theoretische Erwartung	92,5	185	92,5
426 Kreuzungen von Rotschimmelig \times Rot, E e \times E E, ergaben . .	214	209	3
Theoretische Erwartung	213	213	0
53 Kreuzungen von Rotschimmelig \times Weiß, E e \times e e, ergaben . . .	0	34	19
Theoretische Erwartung	0	26,5	26,5

Diese Zahlen bedürfen doch wohl keines weiteren Kommentars.

Zum Schluß teilt WILSON noch folgende Erhebung mit, die sich auf die reziproken Kreuzungen Rot ♂ × Rotschimmelig ♀ und Rotschimmelig ♂ × Rot ♀ bezieht.

	Rot (E E)	Rotschimmelig (E e)	Weiß (e e)
150 Kreuzungen von Rot ♂ (E E) × Rotschimmelig ♀ (E e) ergaben	86	63	1
276 Kreuzungen von Rot ♀ (E E) × Rotschimmelig ♂ (E e) ergaben	146	128	2

Es ist vielleicht nicht ganz überflüssig, daß wir zur Würdigung dieser ganzen Serie von Erhebungen darauf aufmerksam machen, daß sie, soweit statistische Verarbeitungen von Zuchtregistern überhaupt Anspruch auf wissenschaftliche Zuverlässigkeit haben, im vorliegenden Falle viel wertvoller als in manchen anderen Fällen sind, deshalb, weil sich beide homozygotischen Typen (Rot und Weiß), nicht nur deutlich voneinander, sondern fast immer auch von ihren Hybriden, den Rotschimmeln unterscheiden. Die Statistik hat es hier mit genotypisch reinlich verschiedenem Material zu tun.

In ähnlicher Weise wie für das Shorthornrind hat sich **James Wilson (1909)** auch für das englische Highlandrind bemüht, durch sorgfältige, kritische Verarbeitung des in Band II, XIII, XIV und XV des „Highland Herd-Book“ enthaltenen Materials über die Erblichkeitsverhältnisse und gegenseitigen Beziehungen der Farben ins Klare zu kommen. Es ist kaum nötig, zu sagen, daß auch hier die Schwierigkeiten groß sind, besonders wegen der stets vorkommenden Unsicherheit in der Bezeichnung der Farben. Mit Schwarz sind offenbar nicht selten auch schwarzbraune oder schwarzgeflamnte bezeichnet. Hell- und Dunkel- falb, sowie Gelb und Rot sind vielfach ungenügend auseinandergehalten und die verschiedenen Nuancen von Geflamnt oder Gestromt [„brindle“]¹⁾ nicht scharf voneinander und von den Grundfarben unterschieden. Es ist deshalb, wie der Verf. selbst sagt, wünschenswert, daß die Resultate noch durch weitere Erfahrung kontrolliert werden.

Die grundlegenden Hauptfarben, zu deren Unterscheidung WILSON gelangt, sind folgende:

1. Schwarz (B).
2. Schwarzbraun oder „donna“²⁾ (β). Wohl meist nicht von Schwarz unterschieden.
3. Rot (R).
4. Hellfalb (L) („light dun“).

Schwarz ist wohl sicher epistatisch zu Rot.

¹⁾ Ich weiß nicht, ob ich „brindle“ mit „geflamnt“ richtig übersetze. WILSON beschreibt mir die Färbung folgendermaßen: Über den ganzen Körper, sonderlich aber an den Seiten, finden sich zerstreut z. B. auf rötlichem Grunde dunklere, etwas verschwommene, nicht immer parallel, sondern oft etwas unregelmäßig verlaufende, vorwiegend quergerichtete Streifen oder Striche.

Herr Dr. AD. WALTHER teilt mir soeben mit, daß „gestriemt“ oder „gestromt“ die richtige Bezeichnung ist.

²⁾ Ein gälischer Ausdruck.

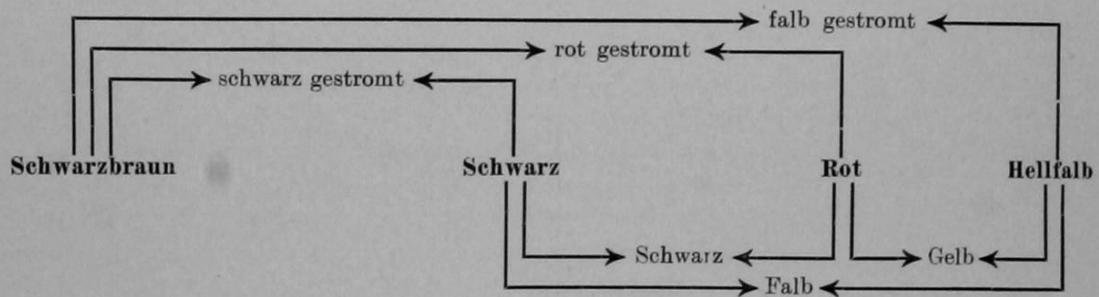
Schwarz, gekreuzt mit Hellfalb, zeugt die in den Zuchtregistern mit „hybrides Falb“ („dun“) oder Dunkelfalb („dark dun“) bezeichnete Farbe.

(Auf einer Tafel ist ein Bündel hellfalber, ein solches silberfalber und ein solches dunkelfalber Haare abgebildet.)

Schwarzbraun („dunn“) ergibt, gekreuzt mit Schwarz, Rot und Hellfalb drei diesen Grundfarben zugeordnete Nuancen von Gestromt („brindle“).

Rot zeugt mit Hellfalb hybrides Gelb.

Das folgende Diagramm stellt die gewonnenen Ergebnisse einfach und übersichtlich dar.



Auszug aus dem „Highland Herd Book“, Bd. XIII, XIV u. XV.

Farbe der Eltern	Farbe der Kälber. Theoretische Erwartung						Farbe der Kälber. Nach den Registern					
	Schwarz	Rot	Gestromt	Gelb	Falb	Hellfalb	Schwarz	Rot	Gestromt	Gelb	Falb	Hellfalb
Schwarz × Schwarz	×	×	×	—	—	—	4	1	2	0	1	0
Schwarz × Rot	×	×	×	—	—	—	16	10	8	5	0	0
Schwarz × Gestromt	×	×	×	×	×	—	20	9	15	2	1	0
Schwarz × Gelb	×	×	×	×	×	—	18	5	8	19	16	0
Schwarz × Falb	×	—	×	×	×	—	0	0	0	1	3	0
Schwarz × Hellfalb	—	—	×	×	×	—	0	1	0	1	3	0
Rot × Rot	—	×	—	—	—	—	0	80	14	9	0	0
Rot × Gestromt	×	×	×	×	—	—	6	151	85	15	0	0
Rot × Gelb	—	×	—	×	—	—	2	77	27	92	4	1
Rot × Falb	×	—	—	×	—	—	1	5	1	4	3	0
Rot × Hellfalb	—	—	—	×	—	—	0	1	0	11	0	0
Gestromt × Gestromt	×	×	×	×	×	×	5	36	60	3	4	0
Gestromt × Gelb	×	×	×	×	×	×	2	66	53	87	5	0
Gestromt × Falb	×	—	×	×	×	×	2	5	5	8	5	0
Gestromt × Hellfalb	×	×	×	×	×	×	0	1	0	13	5	0
Gelb × Gelb	—	×	—	×	—	×	1	15	5	40	5	8
Gelb × Falb	×	—	—	×	×	×	1	0	0	4	2	3
Gelb × Hellfalb	—	—	—	×	—	×	0	0	0	4	2	2
Falb × Falb	×	—	—	—	×	×	0	0	0	1	0	0
Falb × Hellfalb	—	—	—	—	×	×	0	0	0	0	0	0
Hellfalb × Hellfalb	—	—	—	—	—	×	0	0	0	1	0	0

Auszug aus Bd. II des „Highland Herd Book“.

Farbe der Eltern		Farbe der Kälber. Theoretische Erwartung					Farbe der Kälber. Nach den Registern				
	Erbformeln	Schwarz	Rot	Gestromt	Gelb	Falb	Schwarz	Rot	Gestromt	Gelb	Falb
Schwarz × Schwarz	$\frac{BB\beta}{BR\beta} \times \frac{BB\beta}{BR\beta}$	×	×	×	—	—	69	17	5	1	5
Schwarz × Rot	$\frac{BB\beta}{BR\beta} \times \frac{R}{R}$	×	×	×	—	—	101	101	18	10	9
Schwarz × Gestromt	$\frac{BB\beta}{BR\beta} \times \frac{\beta\beta\beta}{BRL}$	×	×	×	×	×	81	53	40	4	3
Schwarz × Gelb	$\frac{BB\beta}{BR\beta} \times \frac{R}{L}$	×	×	×	×	×	20	12	2	22	18
Schwarz × Falb	$\frac{BB\beta}{BR\beta} \times \frac{LB}{LL}$	×	—	×	×	×	24	9	1	11	37
Rot × Rot	$\frac{R}{R} \times \frac{R}{R}$	—	×	—	—	—	4	113	2	11	1
Rot × Gestromt	$\frac{R \times \beta\beta\beta}{R \times BRL}$	×	×	×	×	—	7	126	43	11	1
Rot × Gelb	$\frac{R}{R} \times \frac{R}{L}$	—	×	—	×	—	6	56	14	43	2
Rot × Falb	$\frac{R}{R} \times \frac{LB}{LL}$	×	—	—	×	—	10	12	0	25	7
Gestromt × Gestromt	$\frac{\beta\beta\beta}{BRL} \times \frac{\beta\beta\beta}{BRL}$	×	×	×	×	×	10	28	40	2	0
Gestromt × Gelb	$\frac{\beta\beta\beta}{BRL} \times \frac{R}{L}$	×	×	×	×	×	3	24	25	54	5
Gestromt × Falb	$\frac{\beta\beta\beta}{BRL} \times \frac{BL}{LL}$	×	×	×	×	×	16	8	19	16	28
Gelb × Gelb	$\frac{R}{L} \times \frac{R}{L}$	—	×	—	×	×	2	14	0	46	11
Gelb × Falb	$\frac{R}{L} \times \frac{LB}{LL}$	×	—	—	×	×	1	7	3	20	33
Falb × Falb	$\frac{LB}{LL} \times \frac{LB}{LL}$	—	—	—	—	×	1	¹⁾	0	1	14

In den vorstehenden Tabellen werden die theoretisch erwarteten Resultate mit den tatsächlich registrierten verglichen. Wir haben an der WILSONSchen Symbolistik nichts geändert.

Fräulein Dr. MARIE DAIBER stellt mir gütigst das folgende kritische Referat über die Abhandlung von **H. H. Laughlin (1912)**, die sich auf die Vererbung der Farbe beim Shorthornrind bezieht, zur Verfügung. Die em-

¹⁾ Im Original leer.

pirischen Grundlagen, auf die sich LAUGHLIN beruft (verschiedene Zuchtregister, Herdbücher, Beobachtungen von Züchtern) werden nicht erwähnt.

Bei der Färbung und Zeichnung des Shorthornrindes kommt nur eine Sorte Pigment in Betracht, rotes Pigment. Es sind vier Phänotypen zu unterscheiden, einfarbig rote, einfarbig weiße, rot-weiß gescheckte und geschimmelte Tiere (Rot-schimmel). LAUGHLIN vereinigt Schimmel und Schecken in einer einzigen Klasse, in der Meinung, daß ein und derselbe Genotypus vorliege, einerlei ob kleinere oder größere weiße Flecken das im übrigen pigmentierte Haarkleid unterbrechen, wie bei den Schecken, oder ob einzelne pigmentierte und unpigmentierte Haare miteinander gemischt sich vorfinden wie bei den Schimmeln. Fleckung wäre gegenüber Schimmelung nur als gröberes Mosaik gleichsam zu betrachten. Beiderlei Färbungen werden als „mixed color“ bezeichnet, die Zeichnung wird nicht berücksichtigt. Ob diese Annahme berechtigt ist, bleibt völlig dahingestellt¹⁾. LAUGHLIN glaubt durch diese Betrachtungsweise im Verein mit einer neu von ihm aufgestellten Faktorenhypothese den zahlreichen „Ausnahmen“ gerecht zu werden, die bei Prüfung irgendwelchen Shorthornmaterials sich ergeben, wenn man das Auftreten von Rot, Weiß und Geschimmelt dadurch zu verstehen sucht, daß man in den Schimmeln Heterozygoten, in den weißen und roten Tieren Homozygoten erblickt.

LAUGHLIN will zeigen, daß die Farbvererbungsweise beim Shorthornrind sehr wohl einer Interpretation im mendelistischen Sinne zugänglich ist, vorausgesetzt, daß, unbeschadet der Gametenreinheit, Spaltung und Neukombination der Faktoren noch das Vorkommen von intrazygot sich abspielenden Reaktionen in Rechnung gezogen wird. Die neue Hypothese baut sich folgendermaßen auf:

1. Es kommen zwei Faktorenpaare in Betracht, der Pigmentfaktor R und dessen Fehlen (r); der Hemmungsfaktor W und dessen Fehlen (w). Das Auftreten von Weiß kann dadurch hervorgerufen werden, daß der Hemmungsfaktor W die Betätigung des Pigmentbestimmers R und damit die Ontogenese von Pigment verhindert. Dieses Weiß ist „dominant“ gegenüber Rot. Weiß kann aber auch in die Erscheinung treten, weil der Pigmentfaktor R fehlt. Dieses „albinotische“ Weiß ist selbstverständlich rezessiv gegenüber Rot.

2. Das dominante Weiß (WR) tritt nun aber am Soma des Shorthornrindes in ganz bestimmten Bezirken auf, die getrennt und genetisch unabhängig sind von anderen wiederum bestimmten Arealen, in denen das albinotische Weiß (wr) sich manifestiert.

Die betreffenden Bezirke sind für dominant Weiß: Flanken, Unterlinie („underline“), Gesicht und ein feines, über den übrigen Körper sich erstreckendes Netzwerk; für rezessiv Weiß: Nacken, Seiten, Hinterteil, Beine, sowie ein Netzwerk exklusiv die von dominant Weiß eingenommenen Areale. Nach dieser Annahme müssen in der Symbolik der Haarfärbung stets zwei Gruppen auseinandergehalten werden: Gruppe 1, dominant Weiß (gegenüber Rot), und Gruppe 2, rezessiv

¹⁾ AD. R. WALTHER, „Die Vererbung unpigmentierter Haare und Hautstellen bei Rind und Pferd“, Zeitschr. ind. Abst.-Vererbgs. Bd. 10, S. 1—48, 1913, weist darauf hin, daß diese Vereinigung der verschiedenen Grade von Fleckung und Scheckung des Shorthornrindes mit der eigentlichen Schimmelung den Tatsachen nicht entspricht und eine offensichtliche Fehlerquelle darstellen muß.

Weiß (gegenüber Rot). Aus der Tatsache, daß Schimmelung in allen Abstufungen vorkommt, möchte LAUGHLIN schließen, daß die Gruppe der dominant weißen Haare sowohl als diejenige der rezessiv weißen nicht von einem einzigen Faktor, sondern je von mehreren Faktoren abhängig ist, die sich ähnlich verhalten und im allgemeinen „synchronistisch“ bewegen.

(Letzteres soll wohl besagen, daß mit hohen Polymeriestufen von dominant weiß ebensolche von rezessiv weiß Hand in Hand zu gehen pflegen und umgekehrt? Im ersteren Fall würden extrem weiße, im letzteren extrem rote „Schimmel“ zu erwarten sein. M. D.)

Bei den unterschiedenen 3 Phänotypen des Shorthornrindes (weiß, rot, geschimmelt) kommen nach L. folgende Faktorenkombinationen in Betracht:

bezüglich Gruppe 1 (dominant Weiß)	$W W r r$
	$W w R R$
	$w w R R$
bezüglich Gruppe 2 (rezessiv Weiß)	$w w R R$
	$w w R r$
	$w w r r$

Es sind demnach 9 verschiedene Genotypen zu erwarten:

Gruppe 1	Gruppe 2
1. $w w R R$, $w w R R$ = rot,	
2. $w w R R$, $w w R r$ = rot,	
3. $w w R R$, $w w r r$ = Schimmel,	
4. $W w R R$, $w w R R$ = Schimmel,	
5. $W w R R$, $w w R r$ = Schimmel,	
6. $W w R R$, $w w r r$ = weiß,	
7. $W W r r$, $w w R R$ = Schimmel,	
8. $W W r r$, $w w R r$ = Schimmel,	
9. $W W r r$, $w w r r$ = weiß.	

Mit diesen 9 Genotypen sind theoretisch 45 Kreuzungen möglich, die zum Teil reziprok sind. Somatisch, d. h. phänotypisch, können die Eltern solcher reziproken Kreuzungen verschiedenen Typen angehören und dennoch insgesamt der Zygote die gleichen Faktorengruppen zugeführt werden. Es kann z. B. eine Kreuzung Schimmel \times Schimmel gametogen dasselbe Resultat, also auch identische Nachkommenschaft ergeben, wie eine Kreuzung Rot \times Weiß. Dieser Fall trifft zu, wenn das eine Mal (Kreuzung a) ein Schimmel vom Genotypus Nr. 7 (obiger Tabelle) mit einem Schimmel Nr. 3 — das andere Mal Kreuzung b) ein rotes Tier vom Typus Nr. 1 mit einem weißen Tiere Nr. 9 gekreuzt wird.

Die Kreuzung a) ergibt nämlich:

Gruppe 1	Gruppe 2	Gruppe 1	Gruppe 2
$W W r r$, $w w R R$	\times	$w w R R$, $w w r r$	
(Schimmel 7)		(Schimmel 3).	
Gameten:	$W r$, $w R$	$w R$, $w r$	
Zygote:	$W w r R$, $w w R r$ = Schimmel.		

Die Kreuzung b) ergibt:

$w w R R$, $w w R R$	\times	$W W r r$, $w w r r$
(rot 1)		(weiß 9).
Gameten:	$w R$, $w R$	$W r$, $w r$
Zygote:	$w W R r$, $w w R r$ = Schimmel.	

Würde dagegen in Kreuzung b) als weißer Partner ein Tier vom Genotypus 6 gewählt, so läge keine reziproke Kreuzung vor und es wären in der Nachkommenschaft Schimmel und Rote zu gleichen Teilen zu erwarten.

Unter Berücksichtigung des Vorkommens genotypisch verschiedener Typen für ein und dieselbe somatische Färbung — immer unter Beachtung der 2 genetisch voneinander unabhängigen Farbareale — lassen sich manche an sich unerwartete Zuchtergebnisse verständlich machen.

3. Die neue Hypothese operiert aber weiterhin mit dem Begriff einer gelegentlich eingreifenden intrazygotischen Hemmung und Reaktion („occasional intrazygotic inhibition and reaction“) chemischer Natur, und zwar handelt es sich hierbei um folgende Vorstellungen: Der Pigmentfaktor (P) ist einem Enzym vergleichbar, auf das ein Antikörper (W) je nachdem hemmend oder zerstörend einwirkt. Entscheidend für die definitive Beschaffenheit der Zygote ist die **K o n z e n t r a t i o n**, in der diese zwei chemischen Körper im einzelnen Fall bei den Eltern auftreten. Die Reaktion zwischen Enzym und Antikörper beginnt erst, wenn ein bestimmtes Quantum Antikörper vorhanden ist. Ein gewisses Quantum W **h e m m t** die Betätigung von P ; ein größeres Quantum W **z e r s t ö r t** P . Durch diese Reaktion wird aber zugleich der Antikörper selbst aufgebraucht: $W W P P$ ist nach Ablauf der Reaktion $w w p p$. — Endlich wird noch die Annahme gemacht, daß der Antikörper aus chemischen und mechanischen Gründen stets zuerst den Pigmentfaktor der Gruppe 1 angreift.

Es ergeben sich also ganz allgemein, Hand in Hand mit zunehmend größerer Quantität des Antikörpers W , folgende 7 Möglichkeiten:

	1. Gruppe	2. Gruppe	Beispiele
1. Es ist kein Antikörper (W) vorhanden oder so wenig, daß keine Reaktion mit dem Enzym (Pigmentbestimmer P) erfolgt . . .	$w w P P$	$w w P P$	<i>Angus</i> u. a. einfarbig schwarze Rassen
2. Es ist genug Antikörper vorhanden, um die Betätigung von P in Gruppe 1 zu h e m m e n . Gruppe 2 bleibt von der Reaktion unberührt	$W W P P$	$w w P P$	Holsteiner Rasse u. Fleckvieh überhaupt
3. Die vorhandene Quantität W genügt, um P auch in Gruppe 2 zu hemmen. . . .	$W W P P$	$W W P P$	Engl. weißes Parkrind
4. Nach Hemmung von P in 1 und 2 ist noch ein Überschuß von W vorhanden. Die Reaktion schreitet weiter und führt zur Z e r s t ö r u n g des P der Gruppe 1. Dabei wird der Antikörper selbst = 0. Aus P wird p , aus W wird w	$w w p p$	$W W P P$	Nicht realisiert
5. W reicht aus, um P in beiden Gruppen zu zerstören	$w w p p$	$w w p p$	Gelegentliche Albinos
6. Nach Zerstörung sämtlichen Enzyms (P) ist noch ein Überschuß von W vorhanden, der in Gruppe 1 deponiert wird	$W W p p$	$w w p p$	Weißer Shorthorn vom Genotypus No. 9 (s. o.)
7. Auch für Gruppe 2 bleibt nach erfolgter Zerstörung von P ein Depositum von W übrig	$W W p p$	$W W p p$	Vielleicht gewisse Stämme des engl. weißen Parkrindes

Die Konstellation 4 und 5 (wahrscheinlich auch 7) scheint beim Shorthornrind nicht realisiert zu sein.

Es kann nicht verschwiegen werden, schreibt Fräulein DAIBER, daß die Verquickung der üblichen mendelistischen Formulierung der Gametensymbole einerseits mit den Ergebnissen chemischer Reaktionen zu vielfach irreleitenden Bezeichnungen führen muß. Es tritt z. B. der folgende, in der gebräuchlichen Symbolik prinzipiell unmögliche Fall ein, daß das Vorhandensein eines größeren Quantums eines Faktors (gegenüber dem Vorhandensein einer geringeren Quantität desselben Faktors W) mit w bezeichnet wird, während doch ganz allgemein ein kleiner Buchstabe das Fehlen eines Faktors andeuten soll. Oder ein anderer Fall: $WWPP$ ist die Formel für Weiß. Sie besagt, daß der Pigmentfaktor P durch den homozygot vorhandenen Hemmungsfaktor W an seiner Betätigung verhindert wird. Ist dagegen ein größeres Quantum W vorhanden, so resultiert die Formel $wwpp$ (wiederum Weiß). Durch die Reaktion ist P zerstört, W verschwunden.

Soll damit gesagt sein, daß die definitive Formel unter Umständen eine sekundäre ist?, daß für Erschließung der genotypischen Beschaffenheit der Nachkommen die Kenntnis der Gameten-

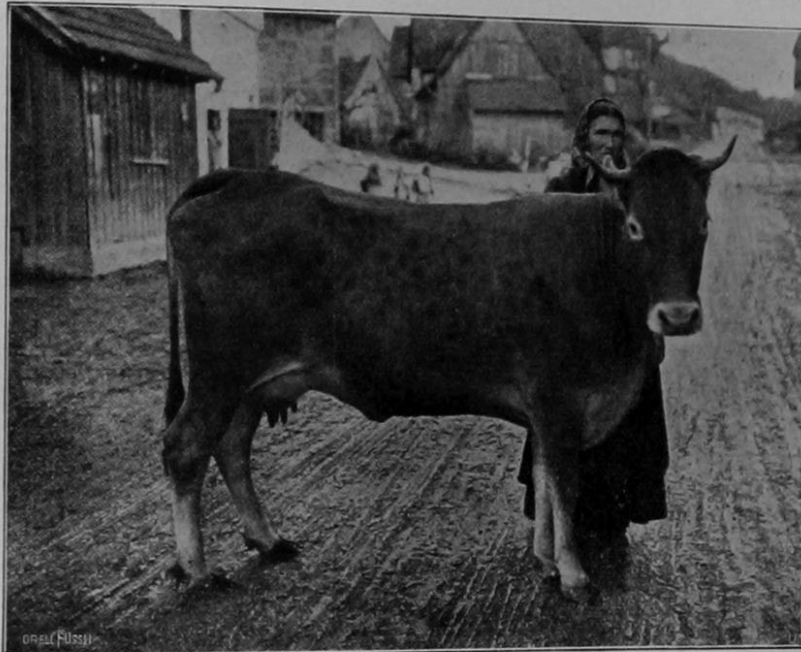


Fig. 227.

Kuh der Limburger Rasse. Die bei der Rasse oft vorkommende und auch in der Abbildung sichtbare „Apfelung“ hat mit Scheckung nichts zu tun. Nach KIESEL 1913.

kombinationen der Eltern an sich nicht genügt, daß vielmehr außerdem chemische, bei der Befruchtung stattfindende Reaktionen mitbestimmend und in gewissen Fällen derart auf die Zygote einwirken, daß Faktoren, welche dem einen Elter oder beiden Eltern zukamen, verschwinden, die Nachkommen also „Mutanten“ darstellen?

LAUGHLIN sagt hierüber in der Zusammenfassung: „The color effect of an individual Shorthorn is determined by the registering of fortuitously one of the alternate color phases of each of the genetically independent color areas gametically possessed by each of the two parents, together with such intrazygotic inhibitions and reactions between the determiner for pigmentation (R) and the antibody (W) as may result from definite concentrations and intimacy of these two bodies presented by the two parents upon the formation of the zygote.

Ich kann noch einen Bericht über die hübsche, experimentelle Arbeit von Kiesel (1913) über die Vererbung der Merkmale Scheckzeichnung und

Einfarbigkeit in mein Sammelreferat einschmuggeln. Der Verf. hat sich seit 1908 mit MENDELSchen Ideen vertraut gemacht und befreundet.

Zur Untersuchung dienten zwei scharf unterschiedene Rinderrassen, die Limburger- und die Fleckviehrasse (Fig. 227 und 228). Die Tiere der ersteren haben ausnahmslos einfarbig gelbes bis braunrotes Haarkleid; die Fleckviehtiere sind gescheckt, niemals einfarbig. Diese Farbmerkmale vererben sich nach KIESEL innerhalb der reinen Rasse immer rein. Bei Kreuzung von Tieren dieser beiden Rassen erwiesen sich sämtliche Bastarde (die Zahl wird nicht angegeben A. L.) „grundsätzlich“ als gescheckt (Fig. 229). Die Scheckzeichnung erstreckte sich aber nicht über den ganzen Körper, wie beim scheckigen Elterntier. Es handelt sich also um unvollständige Dominanz. KIESEL kam es unerwartet,

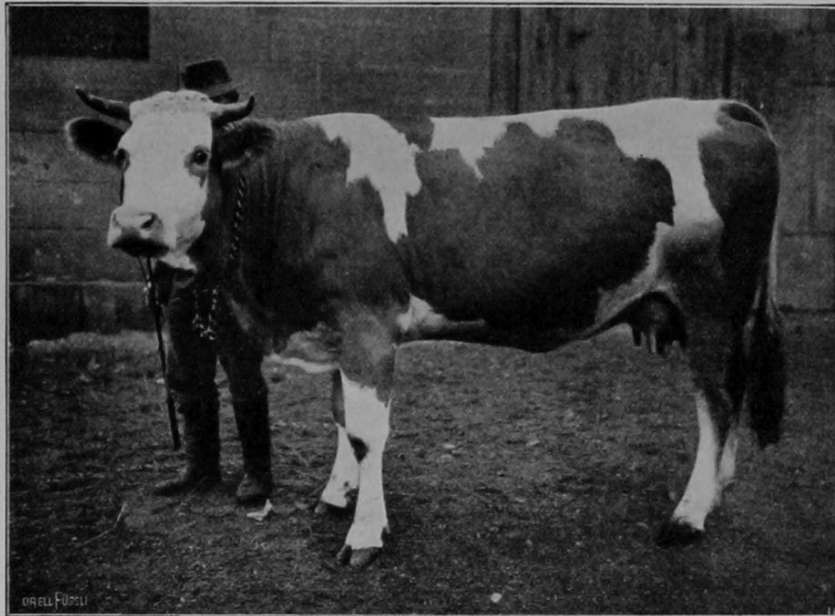


Fig. 228.

Kuh der Fleckviehrasse. Die weißen Flecken erstrecken sich über den ganzen Körper. Nach KIESEL 1913.

daß das stammesgeschichtlich jüngere Merkmal der Scheckzeichnung den Sieg über das weitaus ältere Merkmal der „Wildfarbe“ davontrug. Die Kreuzung der F_1 -Bastarde untereinander blieb KIESEL aus einem äußeren Grund verwehrt. Dagegen konnte er die beiden Rückkreuzungen vornehmen. Bei der Rückkreuzung mit dem Limburger Vater erhielt der Verf. 51 P_1-F_1 -Tiere, von denen 22 einfarbig und 29 gescheckt waren. (Theoretische Erwartung 25,5 von jeder Sorte.) Bei der Rückkreuzung mit dem Fleckviehvater hingegen entstanden unter 90 Nachkommen 84 gescheckte Tiere. Theoretisch werden lauter Schecke erwartet. Die Abweichung wird auf unvermeidbare Fehlerquellen zurückgeführt. Unter den Schecken waren 36 rein (zeigten als Homozygoten die Scheckung der Fleckviehrasse) und 34 unrein (zeigten als Heterozygoten die unvollkommene Scheckung

Fig. 229). Theoretische Erwartung 1 : 1. (Es waren aber doch 84 Schecke vorhanden, während KIESEL hier nur 70 [36 + 34] klassifiziert. Warum die Zahlen nicht stimmen, wird nicht gesagt. A. L.) Ähnlich war nach KIESEL das Verhältnis

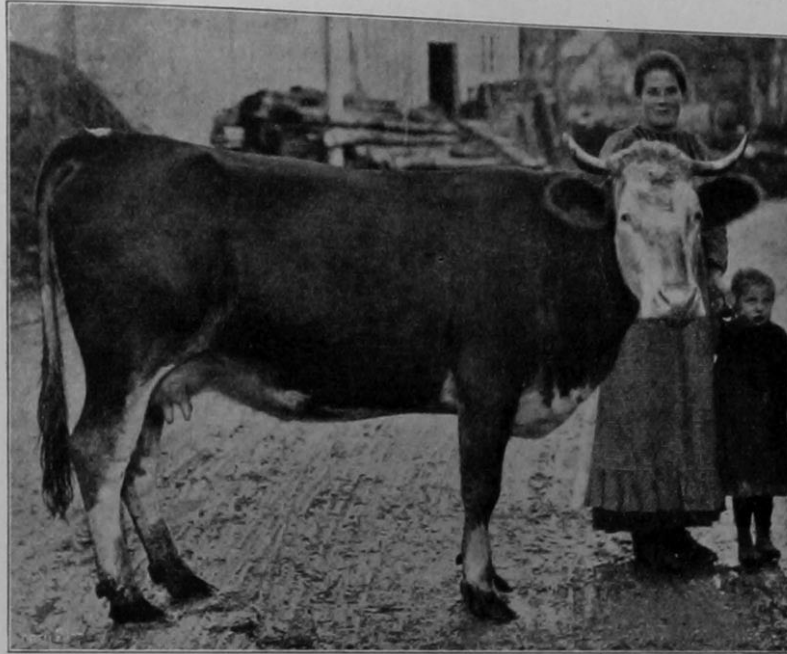


Fig. 229.

Bastard zwischen Limburger und Fleckvieh. Weiße Stellen nur am Kopf oder an den Fußenden oder an allen diesen Stellen, wie auf der Abbildung. Nach KIESEL 1913.

bei der ersten Rückkreuzung. (Aber bei der ersten Rückkreuzung sollten doch alle gescheckten Nachkommen heterozygotisch sein. A. L.)

XXIV. Das schwarze Dexterrind mit Bezug auf die Farbe heterozygotisch? Das homozygotisch schwarze Dexter-Kerryrind kretinistisch? Schwarz und Rot; Kurzbeinigkeit und Langbeinigkeit; Dickleibigkeit und Schlankleibigkeit. James Wilson.

James Wilson hat im Jahre 1909 einen bemerkenswerten Aufsatz über den Ursprung des englischen Dexter-Rindes veröffentlicht. Obschon die Arbeit nicht experimenteller Natur ist, so teilen wir doch die wichtigsten Schlußfolgerungen mit, weil sie deutlich zeigen, von welcher praktischen Bedeutung MENDELSche Betrachtungsweisen sein können. Die Diskussion der verschiedenen Theorien über den Ursprung der Dexterrasse übergehen wir.

Das Dexter-Rind ist eine besonders in Berggegenden geschätzte, kleine, schwarze Rasse, die sich vornehmlich durch die kurzen Beine und, damit in fixer Korrelation, einen gedrungenen, dicken, plumpen Rumpf auszeichnet (Fig. 230 und 231). (Die Kerryrasse [Fig. 232] ist ein kleineres, leichtes, schlank- und hochbeiniges Rind. Es ist, abgesehen von Abzeichen, einfarbig schwarz oder rot. Es wird verlangt, daß es einfarbig schwarz sei. A. L.) Früher wurde das Dexterrind so gezüchtet, daß man es mit dem Kerryrind kreuzte. Im Jahre 1890 aber richtete die „Royal Dublin Society“ das „Kerry and Dexter Herd Book“ ein und verlangte die getrennte Zucht der beiden Rassen. Erst jetzt wurde man so recht gewahr, welche Schwierigkeiten die Reinzucht der Dexterrasse bietet. Kreuzt man nämlich Dexterrinder untereinander,

so treten immer unter der Nachkommenschaft abnorme, mißgestaltete, wertlose Kälber auf und Totgeburten sind nicht selten. Diese Kretins sollen immer schwarz sein und der Dexterrasse angehören. Es ist auch nicht gelungen, eine reine Rasse zu züchten. Vielmehr treten in der Nachkommenschaft untereinander gepaarter Dextertiere immer 4 verschiedene Typen auf:

1. schwarze, dickleibig-kurzbeinige Tiere (Fig. 233),
2. rote, dickleibig-kurzbeinige Tiere,
3. schwarze, schlankleibige, langbeinige Tiere,
4. rote, schlankleibige, langbeinige Tiere (Fig. 234).

Wegen der Spärlichkeit der Registrierungen kann das genauere Zahlenverhältnis nicht festgestellt

werden. Doch läßt sich nach WILSON so viel sagen, daß der erste Typus weitaus der häufigste ist. Der 2. und der 3. Typus sind ungefähr gleich häufig. Der 4. kommt entschieden am seltensten vor.

Das Resultat, zu dem WILSON über die Herkunft der Dexterrinder gelangt, ist das, daß es höchstwahrscheinlich von der Kreuzung des schwarzen Kerryrindes mit einer roten Rasse vom Devonshire-Typus herührt, daß es eine Kombination zwischen einer schwarzen, hochbeinig-schlankleibigen und einer roten, dickleibig-kurzbeinigen Rasse ist, die vielleicht nur im heterozygotischen Zustande lebensfähig ist. (Das Devonrind ist eine ziemlich große, dickleibige, einfarbig-rote, kurzbeinige Rasse, welche in der Form mit dem Dexterrind nahe übereinstimmt. A. L.) Es wird nämlich die Vermutung geäußert, daß die Kombination von homozygotisch Schwarz einerseits und Kurzbeinigkeit + Dickleibigkeit anderseits durch jene vorhin erwähnten Fehlgeburten und anormalen Kälber dargestellt wird.

Die Erblichkeitsverhältnisse ließen sich im MENDELSchen Sinne durch die Annahme von 2 Paar Faktoren erklären. In unserer eigenen Darstellung folgen wir der Methode der positiven und negativen Faktoren.

A sei ein Hemmungsgen für das Längenwachstum der Beine und des Rumpfes;

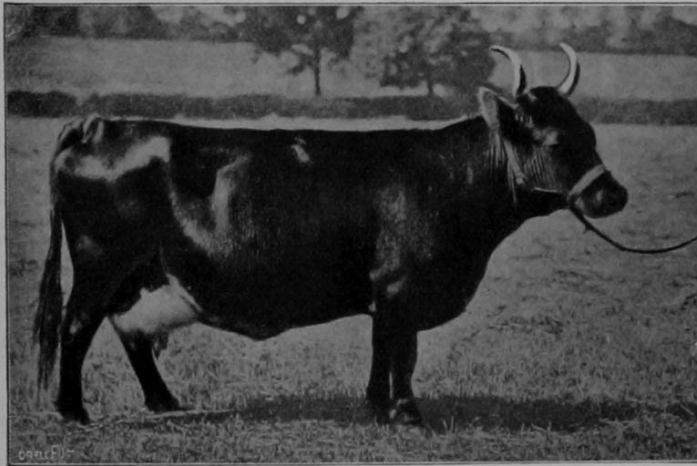


Fig. 230.

Eine Dexterkuh. (Dexter-Kerrykuh). Nach JAMES WILSON.

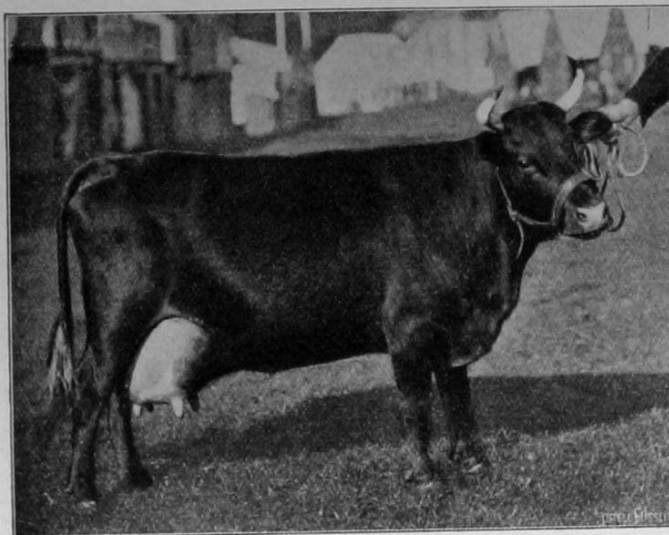


Fig. 231.

Dexter-Kerrykuh. Nach WALLACE und BROWN. (Les races anglaises de Bestiaux 1910.)

- a*, das Fehlen dieses Gens, Langbeinigkeit, Schlankheit des Rumpfes;
B sei das Gen für schwarze Farbe;
b das Fehlen dieses Gens, es tritt das von Schwarz epistatisch verdeckte Rot frei zutage.

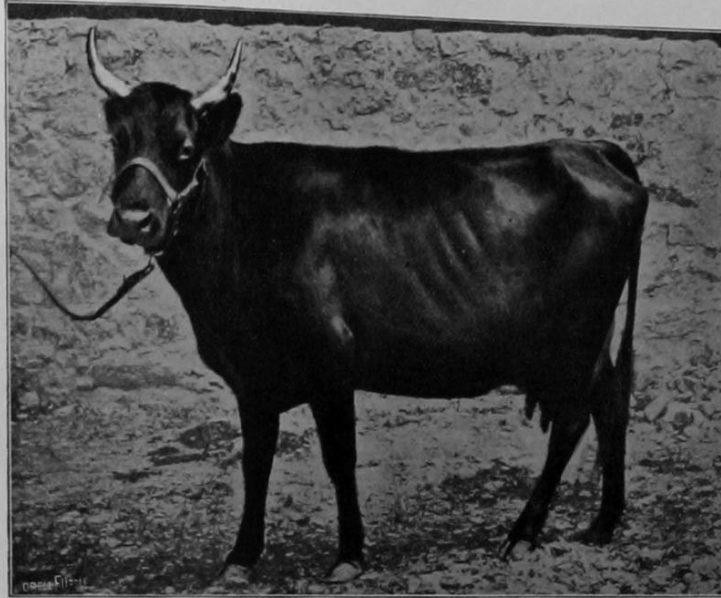


Fig. 232.

Kerrykuh. Nach JAMES WILSON.



Fig. 233.

Dexterkalb von Dextereltern. Nach JAMES WILSON.

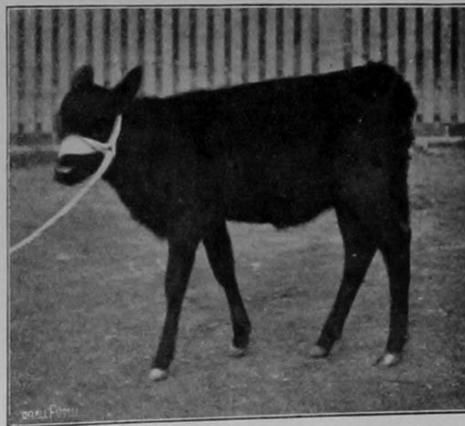


Fig. 234.

Kerrykalb von Dextereltern. Nach JAMES WILSON.

Es würde sich also um folgende dihybride Kreuzung handeln:

P_1 -Generation: Kurzbeinig-dickleibige, rote Rasse \times langbeinig-schlankleibige, schwarze Rasse:
 $AAbb \times aabb$

Gameten:

F_1 -Generation:

$Ab \times aB$
 $AaBb$

Bei völliger Dominanz im MENDELSchen Sinne kurzbeinig-dickleibig, schwarz, d. h. die Dexter-Rasse, diheterozygotisch.

Gameten:	AB	AB
	Ab	Ab
	aB	aB
	ab	ab

F_2 -Generation: Es entstehen folgende Kombinationen:

- | | |
|--|--|
| 1. $AA BB$ Dexter-R., homozygotisch, schwarz | 9. $Aa BB$, Dexter-R., lebenskräftig, schwarz |
| 2. $AA Bb$ „ kretinistisch?, schwarz | 10. $Aa Bb$ „ „ „ |
| 3. $Aa BB$ „ lebenskräftig, schwarz | 11. $aa BB$ Kerry-R., schwarz |
| 4. $Aa Bb$ „ lebenskräftig, schwarz | 12. $aa Bb$ „ „ |
| 5. $AA Bb$ „ kretinistisch?, schwarz | 13. $Aa Bb$ Dexter-R., lebenskräftig, schwarz |
| 6. $AA bb$ „ lebenskräftig, rot | 14. $Aa bb$ „ „ rot |
| 7. $Aa Bb$ „ „ schwarz | 15. $aa Bb$ Kerry-R., schwarz |
| 8. $Aa bb$ „ „ rot | 16. $aa bb$ „ rot, reine Rasse. |

Zusammenfassend: 12 kurzbeinig-dickleibige Dexter-Rinder (9 schwarz, 3 rot) wovon 4 kretinistisch

4 langbeinig-schlankleibige Kerryrinder (3 schwarz, 1 rot).

Es würde aus dieser MENDELSchen Betrachtungsweise, wenn sie zutreffend ist, hervorgehen, daß es unrationell sein dürfte, die schwarze Dexterrasse durch Paarung von schwarzen Dexterrindern untereinander zu züchten. Denn es sind durchschnittlich 4 auf 16 Nachkommen wertlos, und wir erhalten unter 12 normalen Tieren nur 6 schwarze, mit Bezug auf A heterozygotische und demgemäß lebenskräftige Dextertiere. Kreuze ich hingegen schwarze Dexterrinder $Aa BB$ (oder $Aa Bb$) zurück mit schwarzen Kerry ($aa BB$), so sind 1. alle Nachkommen schwarz, 2. alle Nachkommen a priori gesund und 8 von 16 Nachkommen sind Dexter, 8 Kerry. Dies ergibt sich aus der folgenden Entwicklung der betreffenden Erbformeln.

Elterngeneration	Gesundes, schwarzes Dexterrind \times reinrassig-schwarzes Kerryrind	
	♂ oder ♀	♀ oder ♂
	$Aa BB$ (oder $Aa Bb$)	$aa BB$
Gameten:	AB	aB
	aB	aB
Kindergeneration:	50% $Aa BB$ = schwarze Dexterrinder, gesund, 50% $aa BB$ = schwarze Kerryrinder.	

XXV. Hornlosigkeit und gehörnter Zustand. Bateson, W. J. Spillman.

Schon 1902 (Rep. Ev. Comm. I) findet sich bei Bateson die Angabe, daß beim Rinde die Hornlosigkeit über den gehörnten Zustand dominiert.

W. J. Spillman (1906) nahm im Sommer 1905 die Gelegenheit wahr, Erhebungen über die Erblichkeitsverhältnisse des hornlosen Herefordrindes anzustellen. Er betont, wie wichtig es wäre, reine hornlose Rassen der gewöhnlichen Stämme zu züchten, in Anbetracht dessen, daß jährlich Hunderttausende von Rindern enthornt werden und daß für ungehörnte Tiere unter Umständen doppelte Preise bezahlt werden.

Die Hornlosigkeit ist dominant über den gehörnten Zustand. Doch haben die Heterozygoten häufig unvollkommen entwickelte oder rudimentäre Hörner. Diese letz-

teren werden von den Züchtern „scurs“ genannt. Wir wollen sie Hornstummel nennen. In keinem einzigen der beobachteten Fälle wurden bei Heterozygoten voll entwickelte Hörner beobachtet. Viele von den beobachteten Hybriden hatten überhaupt keine sichtbaren Hornstummel, doch waren viele von ihnen erst wenige Monate alt, und die Züchter behaupten, daß sich gelegentlich, besonders im männlichen Geschlecht, ansehnliche Hornstummel erst nach dem ersten Jahre entwickeln. Es harren also noch die beiden Fragen der definitiven Beantwortung: 1. Kommen bei allen Hybriden ausnahmslos Hornstummel vor? und 2. kommen bei Hybriden auch vollkommen ausgebildete Hörner vor?

Die folgende Tabelle orientiert über das Beobachtungsmaterial.

Nachkommenschaft hornloser Hereford-Rinder.

A Hornlosigkeit; a normale Hörner; Aa Heterozygoten resp. Stummelhörner.

Zuchttiere ♂ ♀	Bulle Nr.	Zahl der Kühe	Tochtergeneration		Theoretische Erwartung	
			A oder Aa	a	A oder Aa	a
A × a	1	5	5	0	5	0
A × Aa	1	6	6	0	6	0
Aa × a	2	56	28	28	23	28
	3	39	17	22	19,5	19,5
	4	12	7	5	6	6
	5	9	5	4	4,5	4,5
	6	7	2	5	3,5	3,5
	7	17	15	2	8,5	8,5
	Total		74	66	70	70
Aa × Aa	Ohne 6 und 7		57	59	58	58
	5	6	5	1	4,5	1,5
	6	6	2	4	4,5	1,5
	7	3	3	0	2,25	0,75
	Total		10	5	11,25	3,75

Bulle Nr. 1. Nach dem Zuchtprotokoll des Besitzers. Dieser hornlose Bulle kann seiner Abstammung nach ein reinrassig-hornloses Tier oder ein Heterozygote gewesen sein.

Bulle Nr. 2. Ein sogenannter „freak“, stammt von gehörnten Vorfahren. Ist offenbar ein Heterozygote. Es hat hornlose Tiere in der nächsten Verwandtschaft. Seine Mutter war vermutlich ein Heterozygote mit großen Hornstummeln.

Bulle Nr. 3. Ebenfalls ein „freak“, aber mit hornlosen Tieren in der Verwandtschaft. Zweifellos ein Heterozygote. Der erste Besitzer paarte ihn mit 5 gehörnten Kühen. Alle Nachkommen waren gehörnt (mit großen Hornstummeln?). Der nächste Besitzer benutzte ihn zur Deckung von 34 Kühen und erhielt 17 hornlose und 17 gehörnte Kälber.

Bulle Nr. 4. Sohn von Nr. 2 und einer gehörnten Mutter; ein Heterozygote. Hatte ansehnlich große Hornstummel, die dem Schädel nur locker angefügt waren.

Bulle Nr. 5. Ein Hybride von einer gehörnten Kuh und einem hornlosen Bullen.

Bulle Nr. 6. Ein „freak“ mit kleinen Hornstummeln. Der heterozygotische Charakter bleibt der Herkunft nach unaufgeklärt. In seiner Nachkommenschaft findet sich immer ein Überschuß gehörnter Tiere. Das beruht wahrscheinlich auf einem Irrtum. Sein Besitzer hat in seinen Verzeichnissen die Hornstummel immer als normale Hörner notiert.

Bulle Nr. 7. Offenbar ein Hybride. Vermutlich war die Mutter ebenfalls hybrid. Abstammung wie Erblichkeitsverhältnisse bleiben unsicher.

SPILLMAN betont, daß nur in den zweifelhaften Zuchten erhebliche Abweichungen von der MENDELSchen Erwartung vorkommen.

Hierher ARENANDER, 1908. Theoretische Diskussion der Frage, ob plötzliche Hornlosigkeit „Mutation“ oder „Rückschlag“ sei. Hält die letztere Alternative für richtiger.

XXVI. Vererbung der Milchleistung hinsichtlich Quantität und Qualität. Arenander, James Wilson, Pearson.

E. O. Arenander, Lektor für Tierzucht in Ultuna (Schweden), berichtet 1908 über eine Mutation bei der Fjellrasse (Kullarasse), die sich auf eine unvermittelt aufgetretene, erbliche Verminderung des Fettgehaltes der Milch bezieht.

Das Fjellrind liefert im allgemeinen eine fettreiche Milch (ca. 3,7% Fettgehalt im Durchschnitt). Der Fettgehalt sinkt nur ausnahmsweise unter 3%, steigt dagegen häufig auf über 4%. Die Kuh Örtvart, geb. 1891, bei der die wahrscheinliche Mutation auftrat, lieferte im Alter von 10 Jahren Milch mit dem alleinstehend niedrigen Fettgehalt von 2,44%. Örtvart war im übrigen ein Rassentier. Sie soll eine sehr schöne, feine, wohlgebaute Kuh mit typischen Abzeichen gewesen sein und wurde wiederholt prämiert. Es wurde nun festgestellt, daß diese Kuh den niedrigen Fettgehalt nicht nur auf ihre Töchter und Enkelinnen, sondern auch durch ihren Enkel Fingal auf ihre Urenkelinnen (im ganzen 9 Kühe) übertrug. Wenn wir von den nachher zu erwähnenden Ausnahmen absehen, so betrug der Fettgehalt der Milch bei den mit Bezug auf diesen Punkt minderwertigen Nachkommen von Örtvart im Durchschnitt ca. 2,7%, Maximum 2,98%, Minimum 1,8%. Zur Deckung von Örtvart waren nur reinblütige und geprüfte Stiere der Fjellrasse verwendet worden.

Man hätte wohl daran denken können, daß mit Bezug auf die Reduktion des Fettgehalts die verwendeten Zuchtstiere „mit ihrem Vererbungsvermögen in derselben Richtung gewirkt haben“. Nichts spricht nach ARENANDER für eine solche Annahme, die sogar für zwei der Zuchtstiere vollständig ausgeschlossen ist, da diese nämlich Väter von sämtlichen Kühen des Stammes sind, die hohen Milchfettgehalt aufweisen. Von der Regel der Präpotenz Örtvarts findet ARENANDER indessen zwei Ausnahmen. Mit dem Stier Jumbo zeugte sie die Kuh Sträla, mit 3,22%, bzw. 3,52% Fettgehalt. Dagegen zeigte der Fettgehalt der Milch von Astra (2,57%), einer Tochter von Jumbo, die dieser mit einer Tochter von Örtvart mit fettarmer Milch gezeugt hat, daß die Präpotenz dieser letzteren in ihrer Enkelin wieder in die Erscheinung trat. Die andere Ausnahme betrifft die Enkelin Lilja mit 3,26% Fettgehalt der Milch aus der Paarung des Tochttersohnes der Örtvart Fingal mit Prima, einer Kuh mit 4,2% Fettgehalt der Milch. „Dagegen hat derselbe Tochterbulle Fingal bei der Paarung mit derselben Kuh Prima das Vererbungsvermögen der Großmutter sogar weiter potenziert, da die Milch bei Sally 1,81% Fett“ (bei der Zwillingschwester Mally 2,72%) betrug. (Diese Erscheinungen sind nach den vorliegenden Angaben von MENDELSchen Gesichtspunkten aus nicht restlos zu erklären. Wenn der geringe Fettgehalt über den normalen dominiert und die Zuchtstiere homozygotisch normal waren, so ist unerklärlich, wie der Zuchtstier Jumbo mit Örtvart die Tochterkuh Sträla mit normalem Fettgehalt der Milch zeugen konnte. Es ist doch wohl nicht erlaubt, anzunehmen, daß Jumbo heterozygotisch war? Dagegen ist das verschiedene Verhalten der Nachkommenschaft des Tochttersohnes von Örtvart Fingal durchaus erklärlich, da Fingal ja sicher heterozygotisch war. A. L.)

Es wäre nun auch denkbar, sagt ARENANDER, daß der niedrige Fettgehalt der Milch der betreffenden Kühe von einer zu knappen und zu nährstoffarmen Fütterung bewirkt wurde, was an und für sich ja möglich gewesen wäre. An einem Auszug aus den Protokollen der kontrollierten Fütterung,

der sich auf mehrere der in Betracht kommenden Kühe bezieht, läßt sich zeigen, daß das im vorverwandten Falle nicht möglich ist. Diejenigen Kühe in der nämlichen Zucht, die nicht mit Örtvart eine Milch mit gutem, ja sogar sehr gutem Fettgehalt.

Eine andere Frage wäre nach ARENANDER berechtigt: Ist es möglich, daß der niedrige Fettgehalt der Milch bei Örtvart oder ihren Nachkommen darauf zurückzuführen ist, daß die Vorfahren der Örtvart während sehr langer Zeiträume sehr knapp gefüttert wurden, so daß die dadurch hervorgerufene, durch Generationen fortdauernde Depression schließlich erblich und durch Örtvart auf ihre Nachkommen übertragen wurde? Die Stammkuh Örtvart war im Jahre 1893 aus Haggsjö in Hotagen im Jemtland eingeführt worden. Mit ziemlich großer Sicherheit sei nun anzunehmen, daß in Hotagen die Fütterungsverhältnisse dieselben sind und waren, wie im übrigen Norrland. Aus den Milchfettuntersuchungen von PAUL HELLSTROM im Norbotten gehe hervor, daß der Fettgehalt der Milch durch die nährstoffarme, 8 Monate dauernde Winterfütterung stark herabgedrückt wird und nur während höchstens vier Monaten durch die gute Fütterung (Weide) ein hoher Fettgehalt erzielt wird. Man könnte also erwarten, daß der Fettgehalt der Milch der Fjellrasse, um die es sich handelt, sehr niedrig sein sollte, und doch sei das gerade umgekehrt. Wenn also der hohe Fettgehalt der Milch der Fjellrasse überhaupt nicht durch die Beschaffenheit der Fütterung hervorgerufen oder beeinflusst ist, so können wir, sagt ARENANDER, auch nicht annehmen, daß der niedrige Fettgehalt der Milch bei Örtvart und ihren Nachkommen durch schlechte Fütterungsweise der Vorfahren verursacht wurde.

Ist vielleicht der niedrigere Fettgehalt der Milch bei Örtvart aus der früheren Einführung einer fettarmen Rasse herzuleiten. ARENANDER hält eine solche Annahme für unmöglich. Das Exterieur Örtvarts zeigte keine Merkmale von Bluteinführung. Diese Kuh sowie ihre Nachkommen waren typische Fjellkühe. In dem Heimatdort ist nur die Fjellrasse vorhanden. Direkte Nachforschungen nach der Familie Örtvarts ergaben, daß sie ganz sicher von der reinen Fjellrasse abstammt.

Schließlich fragt sich ARENANDER, ob der niedrige Fettgehalt der Milch nicht als Rückschlag auf irgendeine Urform angesehen werden könne. Er hält das indessen für ausgeschlossen, da das, was über die von Zuchtbestrebungen in milchwirtschaftlicher Hinsicht unbeeinflussten, unter natürlichen, primitiven Verhältnissen lebenden Rassen, wie das schottische Hochlandrind und das podolische Steppenrind bekannt geworden ist, zu der Annahme nötigt, daß bei ihnen der Fettgehalt ein ansehnlicher ist.

Aus allem geht nach ARENANDER unzweideutig hervor, daß es sich bei dem Falle des niedrigen Fettgehaltes der Milch von Örtvart und ihrer Nachkommen um eine deutliche und offenbare Mutation oder eine ganz außerordentlich starke Vererbung einer neu auftretenden Eigenschaft handelt. Der Verf. betrachtet diese Kuh, deren schöne Form sich ebenso sicher wie der niedrige Fettgehalt der Milch vererbte, als ein Beispiel starker Individualpotenz.

ARENANDER benutzt am Schluß seiner Abhandlung die Gelegenheit, um an die Adresse der Züchter eine Mahnung und Warnung zu richten. Der Fall von „Örtvart“, die auf Grund ihres schönen Exterieurs prämiert und damit mit Unrecht als brauchbar für die Zucht bezeichnet wurde, sollte, sagt er, vor einer rein formalistischen Beurteilung der Milchkühe, also nur nach dem Exterieur, warnen, weil damit große Verluste verbunden sein können. Schärfer als irgend etwas anderes beweist dieser Fall die Notwendigkeit, nicht nur die Milchmenge, sondern auch die Fettmenge und den Futtermittelverbrauch ständig zu kontrollieren.

James Wilson hat (1910) über die unabhängige Vererbung der qualitativen und der quantitativen Beschaffenheit der

K u h m i l c h variationsstatistische Untersuchungen angestellt, über die wir, ob-
schon sie nicht experimenteller Natur sind, doch referieren wollen, da sie, weiter
verfolgt, von großer praktischer und theoretischer Bedeutung werden können
und alles Vertrauen verdienen.

Die Meinung ist ganz allgemein verbreitet, daß die Milch von quantitativ
sehr leistungsfähigen Kühen im allgemeinen qualitativ, mit Bezug auf den F e t t -
g e h a l t, geringeren Wertes sei als die der quantitativ minderwertigen Tiere. Diese
Ansicht hat vielleicht ihren Ursprung in der Tatsache, daß gewisse Stämme, wie
beispielsweise das H o l l ä n d e r r i n d, mit Bezug auf den Milchertrag hoch
oben, mit Bezug auf Fettgehalt hingegen tief unten stehen, während umgekehrt
die J e r s e y r a s s e mit Bezug auf die Qualität zu den besten gehört, dagegen
mit Bezug auf die Quantität zurücktritt.

Ein wissenschaftlich hinreichend zuverlässiges Studium dieser Frage ist erst
möglich geworden, seitdem in gewissen Ländern und Gegenden die Milchleistung
der Kühe qualitativ und quantitativ systematisch kontrolliert wird. Das ist z. B.
im Zuchtgebiet des A y r s h i r e r i n d e s seit 1903 der Fall. In diesem Jahre
wurden schon 1342 Kühe regelmäßig untersucht; im Jahre 1908 aber 8132. W I L S O N
hat die Erhebungen dieses letzteren Jahres benutzt, die in dem „Report of
Milk Records for Season 1908“ des „Ayrshire Cattle Milk
Records Committee“ niedergelegt sind. Das Zuchtgebiet des Ayrshire-
rindes ist in Bezirke eingeteilt, derart, daß zu jedem Bezirk 11 bis 18 Landgüter
gehören. In jedem Bezirk nimmt ein besonderer Beamter die Milchuntersuchung
vor, in der Weise, daß er in regelmäßigem Turnus von zwei oder drei Wochen jede
Farm besucht, für jede Kuh das Quantum der Morgen- und Abendmilch separat
mißt und von der Morgen- und Abendmilch einer jeden Kuh Proben nimmt und
analysieren läßt. Die Methode ist natürlich nicht absolut, aber für den Zweck
der Untersuchung hinreichend genau.

W I L S O N diskutiert allfällige und eliminiert gewisse Fehlerquellen. Er berücksichtigt nur vier
Jahre alte oder ältere Kühe und nur solche, deren Milchleistung während einer Periode von nicht weniger
als 30 und nicht mehr als 40 Wochen geprüft worden war, im ganzen 2867 Kühe. Er teilt das Material
nach der q u a n t i t a t i v e n L e i s t u n g in 4 Klassen ein, was für den Zweck ausreicht. a) Saison-
ertrag weniger als 500 Gallonen¹⁾, 585 Kühe, b) Saisonertrag 500—600 Gallonen, 948 Kühe, c) Ertrag
600—700 Gallonen, 809 Kühe und d) über 700 Gallonen, 525 Kühe. Was den F e t t g e h a l t anbelangt,
dessen Variationsgrenzen zwischen 2,5% im Minimum und 5,1% im Maximum liegen, so wird das Material
in 0,1% Klassen, also im ganzen in 26 Klassen von 0,1% Klassenspielraum eingeteilt. W I L S O N erhält
so 4 Variationsreihen, die er vergleichen kann und er konstruiert auch die zugehörigen 4 Frequenzkurven
über derselben Abszissenachse. Wir reproduzieren die sehr übersichtliche tabellarische Zusammen-
stellung W I L S O N s. Direkt vergleichbar sind natürlich nur die 4 Kolonnen, in denen die Frequenzen der
F e t t k l a s s e n in P r o z e n t e n der Gesamtfrequenz einer jeden der 4 Quantitätsklassen ausge-
drückt sind.

Eine vergleichende Betrachtung dieser vier Kolonnen ergibt sofort, daß die
Qualität der Milch in allen vier Quantitätsklassen fast die gleiche ist. Der häufigste
Fettgehalt liegt innerhalb einer jeden Quantitätsklasse ungefähr zwischen 3,3
und 4%. Der Fettgehalt, die Qualität, der Milch sind im großen Durchschnitt

¹⁾ Eine englische Gallone hat 4,544 Liter.

Tabellarische Zusammenstellung der Frequenzen der Qualitäts- und Quantitätsklassen der Milchleistung bei 2867 Ayrshire-Kühen, nach JAMES WILSON, 1908.

Fett- gehalt %	Absolute Zahl der Kuhindividuen für jede Qualitäts- und Quantitätsklasse				Prozentische Zahl der Kühe für jede Qualitäts- und Quantitätsklasse			
	Klasse a.	Klasse b.	Klasse c.	Klasse d.	Klasse a.	Klasse b.	Klasse c.	Klasse d.
	Unter 500 Gallonen	Zwischen 500 u. 600 Gallonen	Zwischen 600 u. 700 Gallonen	Über 700 Gallonen	Unter 500 Gallonen %	Zwischen 500 u. 600 Gallonen %	Zwischen 600 u. 700 Gallonen %	Über 700 Gallonen %
2,6	1	—	1	—	0,17	—	0,12	—
2,7	—	—	—	—	—	—	—	—
2,8	4	4	3	—	0,68	0,42	0,37	—
2,9	10	7	4	1	1,71	0,74	0,49	0,19
3,0	7	6	13	8	1,20	0,63	1,60	1,52
3,1	16	21	17	14	2,73	2,22	2,10	2,67
3,2	17	41	35	31	2,91	4,33	4,32	5,90
3,3	26	63	63	38	4,44	6,65	7,79	7,24
3,4	56	99	64	52	9,58	10,44	7,91	9,90
3,5	66	103	103	59	11,28	10,86	12,73	11,24
3,6	52	107	106	66	8,89	11,29	13,10	12,57
3,7	67	125	99	70	11,45	13,19	12,24	13,33
3,8	69	105	86	61	11,79	11,08	10,63	11,62
3,9	61	89	62	43	10,43	9,38	7,66	8,19
4,0	36	67	54	35	6,15	7,07	6,67	6,66
4,1	30	51	45	19	5,13	5,38	5,56	3,62
4,2	23	25	27	15	3,93	2,64	3,34	2,86
4,3	16	18	10	9	2,73	1,90	1,23	1,71
4,4	9	4	5	2	1,54	0,42	0,62	0,38
4,5	6	3	2	—	1,02	0,32	0,24	—
4,6	7	7	7	1	1,19	0,74	0,86	0,19
4,7	3	1	2	—	0,51	0,10	0,24	0,19
4,8	1	1	—	—	0,17	0,10	—	—
4,9	—	1	1	—	—	0,10	0,12	—
5,0	1	—	—	—	0,17	—	—	—
5,1	1	—	—	—	0,17	—	—	—
	585	948	809	525	ca. 100 %	ca. 100 %	ca. 100 %	ca. 100 %

unverändert bei Rindern mit sehr hohem, ziemlich hohem, mittelmäßigem und geringem Milchertrag. Die vier Frequenzkurven decken sich recht gut.

Leider hat WILSON die Variationskonstanten, die Korrelationskoeffizienten und ihre mittleren Fehler nicht berechnet. Vielleicht wird der eine oder andere Leser diese Berechnung ausführen und finden, daß weder von einer sicheren positiven, noch von einer sicheren negativen Korrelation zwischen Quantität und Qualität der Milch die Rede sein kann. Damit wäre freilich noch nicht ohne weiteres gesagt, daß die Schlussfolgerung WILSONS, nach welcher diese beiden Merkmale sich auch separat vererben, richtig ist. Das hängt von dem sichern Nachweis ab, daß beim Ayrshire-Rind verschiedene Qualitäts- und Quantitätsgrade der Milchleistung wirklich erblich sind. Daß diese Frage nicht so ohne weiteres und von vornherein bejaht werden darf, zeigen die sorgfältigen Vererbungsexperimente von PEARL über die Eierproduktion beim Huhne.

Das Vorstehende war schon geschrieben, als mir **Pearsons** Artikel in „Biometrika“ 1910 zu Gesicht kam. In diesem Artikel kritisiert der berühmte Mathematiker auf Grund der Lehren der Biometrik scharf die Art der statistischen Verwertung und Behandlung des Materials in der **JAMES WILSON**-schen Abhandlung über separate Vererbung der Quantität und Qualität der Milch. Er bemängelt die Form der Klassifikation und wendet sich zunächst hauptsächlich gegen die Annahme **WILSONS**, daß im Falle einer wirklichen Korrelation große Quantität *a u s n a h m s l o s* mit geringer Qualität, und umgekehrt, vergesellschaftet sein müsse. **PEARSON** sagt — hierin ist er, rein statistisch und biometrisch betrachtet, im Recht, ob auch physiologisch-genetisch, ist bekanntlich eine ganz andere Frage —, daß zwei Eigenschaften verbunden, ja sogar stark korreliert sein können, ohne daß sie ausnahmslos miteinander vergesellschaftet zu sein brauchen. Hohe, mittlere und niedere Werte der einen Eigenschaft mögen mit irgendeinem bestimmten Werte einer zweiten zusammen vorkommen, und es kann dabei doch ein hoher Grad von Korrelation bestehen. Es kommt alles auf das Maß, den Grad der Variation der ersteren Eigenschaft an. **PEARSON** selbst hat für die vier Kategorien von Kühen der bearbeiteten Gesamtpopulation von 2866 Individuen, die **WILSON** mit Bezug auf die Quantität des Milchertrages unterschieden hat, nach **WILSONS** eigener Statistik den Mittelwert M und seinen wahrscheinlichen Fehler E_M , ferner die Standardabweichung σ , sowie ihren mittleren Fehler E_σ berechnet. Ich teile seine Tabelle nachstehend mit. Die Zahlen geben den prozentualischen Fettgehalt an.

Quantität der Milch WILSONS Quantitätsklassen	Mittelwert und wahrscheinlicher Fehler $M \pm E_M$	Standardabweichung mit ihrem wahrscheinlichen Fehler $\sigma \pm E_\sigma$
Unter 500 Gallonen	3,701 \pm 0,010	0,372 \pm 0,007
Von 500—600 Gallonen.	3,673 \pm 0,007	0,319 \pm 0,005
Von 600—700 Gallonen.	3,651 \pm 0,008	0,321 \pm 0,005
Über 700 Gallonen.	3,640 \pm 0,008	0,275 \pm 0,006

Für die Gesamtpopulation von 2866 Kühen berechnet **PEARSON** nach den zur Verfügung stehenden Daten einen Mittelwert von 3,672 und eine Standardabweichung von 0,323. Aus allem geht hervor, daß mit zunehmender Quantität eine zwar schwache, aber vollkommen sicher nachgewiesene Abnahme der Qualität Hand in Hand geht. **PEARSON** macht auch darauf aufmerksam, daß die Variation innerhalb der vier Kategorien verschieden groß, am kleinsten in der Klasse mit dem größten Fettgehalt, ist. Obzwar die **WILSONS**che Statistik eine genauere Berechnung der Korrelation mit der „Product-moment“-Methode nicht zuläßt, so ist doch ersichtlich, daß die Korrelation wahrscheinlich geradlinig ist. Der Korrelationskoeffizient r ist sehr wahrscheinlich nahe bei $-0,075 \pm 0,013$, die Korrelation also, wenn auch sehr geringfügig, doch sicher vorhanden.

Wer unsere früheren Ausführungen über den biologisch-genetischen Wert der reinen Statistik aufmerksam gelesen hat, wird der Meinung sein, daß **PEARSONS** Kritik die **WILSONS**che Annahme von der unabhängigen Vererbung von Qualität und Quantität der Milch nicht zu widerlegen imstande ist. Andererseits fehlt zurzeit auch noch der sichere genetische Nachweis für jene Annahme. Ein solcher wird erst möglich sein, wenn man über ausgedehnte Erfahrungen einer sorgfältig protokollierten Milchkontrolle mit zuverlässiger Bezeichnung der Milchkühe und ihrer Abstammung auch väterlicherseits mehrere Generationen hindurch verfügen wird.

Noch rechtzeitig erhalte ich eine neue, wichtige Abhandlung von **James Wilson (1911)** über die Erbllichkeit der Milchleistung beim R i n d e. Die Resultate sind derart, daß sie auch von großer praktischer Bedeutung werden können.

Als **WILSON** ums Jahr 1910 infolge umfassender und zugleich vorsichtig kritischer Erhebungen zu der Überzeugung gekommen war, daß Farbe, Hörner, Länge der Beine und andere, minder wichtige Merkmale beim Rind den Regeln

der alternativen MENDELSchen Vererbung gehorchen, legte sich ihm der Gedanke nahe, ob vielleicht nicht auch die Milchleistung sich nach MENDELSchen Regeln vererbe. Auf die Erforschung dieser Frage war er durch ein mehrjähriges Studium und durch auf Reisen nach Dänemark und Amerika, und bei vielen britischen Züchtern gesammelte Erfahrungen und Materialien vorbereitet. Es war ihm klar, daß es sich zunächst nur um einen ersten Vorstoß in der Richtung der Bearbeitung der Frage von den Gesichtspunkten der modernen Vererbungsforschung aus handeln könne und daß vorläufig nichts übrig bleibe, als verlässliche Materialien gut geführter Zuchtbücher zu verwerten. Solche Zuchtbücher, welche die Milchleistung systematisch registrieren, existieren aber erst seit ganz kurzer Zeit und fast nur in Dänemark, Schweden und Holland. Die durch sie begründete Erfahrung hat, besonders in diesen Ländern, schon zu einer veränderten Wertschätzung der Prinzipien geführt, nach welchen die züchterische Auswahl bei der Milchviehzucht zu erfolgen hat. Es wird in erster Linie auf die Milchleistung der Tiere selbst ohne Rücksicht auf andere damit in Zusammenhang gebrachte Dinge abgestellt, und es wird auch bei der Auswahl von Zuchtbullen verlangt, daß ihre Mütter gute Milchkühe waren. Jene Dinge, die jetzt noch die praktische Zucht im allgemeinen beherrschen, gruppieren sich um zwei fast unausrottbare Überzeugungen vieler Züchter. Die erste ist die des Ahnenerbes, der Wertung besonders hervorragender Leistung auch in der entfernten Aszendenz, und die zweite die, daß die Milchleistung mit gewissen äußeren Merkmalen des Körpers der Kuh, den sogenannten Milchzeichen, korrelativ fest verbunden sei. Was die Wertschätzung des edlen Ahnenblutes anbetrifft, so wird sie dadurch illustriert, daß man oft einer mittelmäßigen Milchkuh vor einer guten den Vorzug gibt, wenn nur ihre Mutter oder Großmutter eine ganz hervorragende Milchkuh gewesen ist. (Wir wissen, daß die experimentelle Forschung mit der Theorie der Beeinflussung der Nachkommen durch die persönliche Beschaffenheit der Vorfahren wenigstens für alternative Merkmale gründlich aufgeräumt hat.) Was aber die Milchzeichen angeht, so kommen sie nun endlich doch bei wissenschaftlich gebildeten, ernsthaften Züchtern immer mehr in Mißkredit.

WILSON selbst hat bei einer Erfahrung, die sich auf viele Tausende von Milchkühen erstreckte, stets nur drei Dinge untrennbar mit guter Milchleistung vergesellschaftet gefunden; nämlich 1. ein großes, geräumiges Euter, 2. ein ausgezeichnetes Verdauungsvermögen und 3. Fehlen von „patchiness“, d. h. von Fettansammlung an den Sitzbeinhöckern („hocks“) und anderswo.

Hinsichtlich des Wertes der in den Milchregistern der Zuchtbücher enthaltenen Angaben für Erblichkeitsuntersuchungen weiß WILSON natürlich sehr wohl, daß die Milchleistung sehr stark von äußeren Einflüssen: Ernährung, Zuchthaltung, Gesundheitszustand, Fehlgeburten, Jahreszeit des Kalbens usw. beeinflusst wird. „Eine Milchkuh, die bei einem Besitzer 1000 Gallonen in einer Laktationsperiode liefert, gibt vielleicht bei einem anderen nur 700 oder 800, während ein dritter den Ertrag auf 1100 Gallonen steigern kann.“ (Eine englische Gallone = 4,5436 l.) Diese Fehlerquellen lassen sich zum Teil eliminieren, da sich in den benutzten

Registern häufig Eintragungen über besondere Verhältnisse: Euterentzündungen, Fehlgeburten usw. finden.

Sollen aber die Ermittlungen aus Milchregistern von Zuchtbüchern einigermaßen zuverlässig sein, so müssen noch manche andere Verhältnisse gewürdigt werden, damit die Daten überhaupt als vergleichbar betrachtet werden können. Es kommen hier vornehmlich drei Dinge in Betracht, die WILSON in lehrreicher Weise bespricht, nämlich:

1. Eine Verlängerung oder Verkürzung der Laktationsperiode.

Als normale Laktationsperiode wird diejenige betrachtet, die einem ungefähr 12-monatigen Zwischenraum zwischen zwei aufeinanderfolgenden Geburten entspricht.

2. Der veränderliche, tägliche Milchertrag während der Laktationsperiode.

Der Milchertrag erreicht sein Maximum 4 bis 6 Wochen nach dem Kalben und sinkt dann ziemlich rasch, um unter normalen Verhältnissen ungefähr im 10. Monat ganz auszufallen. Das Maximum steht in einem annähernd konstanten Verhältnis zum gesamten Milchertrag einer Laktationsperiode und ist deshalb ein sehr brauchbarer Index der Milchleistung.

3. Der wichtigste Punkt bezieht sich auf die Veränderung des Milchertrages mit zunehmendem Alter.

In den Zuchtbüchern sind mehr junge als alte Kühe eingetragen. Die jungen sind vielleicht als Vergleichsmaterial geeigneter, weil die Wahrscheinlichkeit geringer ist, daß die Milchleistung durch modifizierende Faktoren beeinflusst worden ist. Andererseits bilden Rinder unter 2½ Jahren wohl auch ein unzuverlässiges Material. Nach den Erhebungen WILSONS nimmt die Milchleistung einer Kuh normalerweise von der Geburt des ersten Kalbes (wenn die Kuh ungefähr 32—33 Monate alt ist) zu bis zur Geburt des 4. oder 5. Kalbes, wenn die Kuh 6 oder 7 Jahre alt ist. Die Zunahme des Ertrages vom 1. bis zum 5. oder 6. Kalb beträgt durchschnittlich 50 % des Ertrages des ersten Milchjahres; d. h. eine Kuh mit einem Anfangsertrag von 300 Gallonen wird etwa 450 liefern, eine andere, die mit 500 anfängt, wird es bis auf 750 bringen, und eine solche, die mit 700 anfängt, auf 1050.

Das von WILSON bearbeitete Material besteht aus ausschließlich großwüchsigen Rassen. In allererster Linie hat er die in den Jahren 1907, 1908 und 1910 veröffentlichten dänischen Zuchtbücher (Kostambog Køer af røed dansk Malkerace) verwertet, die sich auf das rote dänische Milchvieh beziehen. Die Erblichkeit bei den Bullen wurde auch nach den Zuchtbüchern englischer Züchter bei der Shorthornrasse und bei Shorthornkreuzungen studiert.

Sehr bald konnte sich WILSON beim sorgfältigen Studium des Materials von folgender Tatsache überzeugen. Im allgemeinen stimmen die Tochterkühe mit Bezug auf ihre Milchleistung mit ihren Müttern überein. Die Übereinstimmung ist eine beträchtliche. Doch finden sich nicht wenige Ausnahmen, und diese Ausnahmen sind durchgängig dadurch gekennzeichnet, daß der Unterschied in der Milchleistung zwischen Mutter und Tochter in dem registrierten Material nicht abgestuft, sondern scharf ausgesprochen, abrupt ist. Ist einmal ein merklicher Unterschied nach der Plus- oder nach der Minusrichtung vorhanden, so ist er immer gleich sehr groß. Und wenn man die Durchschnittszahlen der Erträge in den Tabellen vergleicht, so erkennt man sofort, daß sie drei verschiedenen Größenordnungen oder Klassen angehören. (Die Variationskurve würde drei Gipfel aufweisen.) Die niederste Klasse liegt zwischen 550 und 600 Gallonen, eine Mittelklasse zwischen 750 und 950

Gallonen und die höchste Klasse zwischen 1000 und 1200 Gallonen ungefähr. Es stellte sich ferner heraus, daß Milchkühe der hohen Klasse nie Tochterkühe der niedern, und daß Mutterkühe der niedern nie Tochterkühe der hohen erzeugen. Die Tochterkühe von Müttern, die einer der beiden Grenzklassen (der hohen oder der niederen) angehören, rangieren entweder zur mütterlichen Grenzklasse oder zu der Mittelklasse. Dagegen besteht die Nachkommenschaft von Mutterkühen der Mittelklasse nicht nur aus Individuen der eigenen Mittelklasse, sondern auch aus Individuen beider Grenzklassen.

Diese Ergebnisse legen die Vermutung nahe, daß die Milchleistung den Regeln der Mendelschen Vererbung folgt, und zwar desjenigen Typus, bei dem die mendelnde Eigenschaft im heterozygotischen Zustande intermediär ausgebildet ist (Mirabilis- oder Zeatypus). Die extremen Klassen repräsentieren die Ausgangstypen einer P_1 -Generation. Die Mittelklasse enthält die intermediären Heterozygoten, eine F_1 -Generation, die wieder spaltet in die resurgenten extremen Ausgangstypen und intermediäre Heterozygoten der F_2 -Generation.

Wenn diese Deutung richtig ist, so müssen natürlich auch die Bullen den drei Klassen angehören.

Auch sie müssen die Milchleistung erblich übertragen können (was ja vom allgemeinen, biologischen Standpunkte aus von vornherein zu erwarten ist). Dies ist aber zurzeit schwer sicher festzustellen. Das dänische Zuchtbuch enthält nur eine Auswahl der Zuchten, und so kommt es, daß in ihm nur wenige Bullen verzeichnet sind, von denen auch mehrere oder gar viele Töchter figurieren würden. In Großbritannien andererseits sind die Milchregister noch nicht lange genug im Gebrauche, und nur in wenigen Fällen haben die Züchter mehrere bis viele Tochterkühe eines und desselben Bullen so lange gehalten, daß ihre Milchleistung beurteilt werden konnte.

Was sich ermitteln ließ, stimmt mit der MENDELSchen Interpretation überein, mit Ausnahme der Tatsache, daß in den dänischen Registern wohl Mutterkühe der niedern Klasse verzeichnet sind, aber keine Tochterkühe dieser Klasse.

Das ist aber leicht verständlich, denn die Kühe der niederen Klasse wurden bei denjenigen Zuchten ausgeschaltet, die in die dänischen Zuchtbücher aufgenommen wurden. Bei der Verarbeitung des statistischen Materials ergab sich, daß in den registrierten dänischen Zuchten nur Bullen der höheren und mittleren Klassen vorkommen, während WILSON in britischen Zuchten Bullen aller drei Klassen herausfand. Er ermittelte beispielsweise einen Bullen, dessen 18 registrierte Töchter durchgängig entweder der hohen oder der mittleren Klasse angehören, keine einzige der niederen Klasse. Dieser Bulle muß selbst ein Vertreter der hohen Klasse sein. Sämtliche 28 registrierten, von einem andern Bullen gezeugten Kühe gehörten der mittleren und unteren Klasse an. Dieser Bulle muß selbst zur unteren Klasse gehören. Andere Bullen, offenbar Angehörige der Mittelklasse, zeugten Kühe aller drei Klassen.

Es geht aus diesen Erhebungen, mag ihre vorläufige Deutung im MENDELSchen Sinne eine richtige sein oder nicht, jedenfalls die große Bedeutung der kombinierten Führung von exakten Milchregistern und Zuchtbüchern und das hervor, daß es

dringend nötig ist, immer auch mit der Milchleistung der Mütter der Zuchtbullen und ihrer Großmütter väterlicherseits genau bekannt zu sein.

Zum Schlusse bemerkt WILSON, daß es ganz wohl Stämme oder Rassen geben kann, bei denen mehr erbliche Milchklassen vorkommen, und er hält es auch für wahrscheinlich, daß die Körpergröße bei der Milchleistung in Betracht kommt. Ferner sei es möglich, daß die drei Hauptklassen selbst wieder in mehrere erbeinheitliche Unterklassen zerfallen.

XXVII. Einige Bemerkungen über Kreuzungen zwischen verschiedenen Rinderarten. Fruchtbarkeit der Bastarde aus solchen Kreuzungen. Iwanoff.

Wie wir in einem besonderen Paragraphen (S. 888 ff.) mitteilen werden, sind nach IWANOFF die weiblichen Bastarde von *Bison americanus* ♂ und *Bos taurus* ♀ fruchtbar, während die männlichen keine Spermatozoen erzeugen. Dagegen erwiesen sich Bastarde mit $\frac{3}{4}$ und solche mit $\frac{1}{4}$ Bisonblut in beiden Geschlechtern als zeugungsfähig. Diese Verhältnisse berechtigen nach Iwanoff (1911, Fertilité usw.) zu der Hoffnung, daß es gelingen möchte, eine konstante, fruchtbare Halbblutbastardrasse *Bison americanus* ♂ × *Bos taurus* ♀ zu züchten, indem die Dreiviertelbastarde mit Einviertelbastarden gepaart werden. Im zoologischen Park von Ascania-Nowa will man den IWANOFFschen Gedanken auszuführen versuchen. Die Sache hat ihre praktische Bedeutung, denn nach den Erfahrungen von FALZ-FEIN sind die in Frage stehenden Halbblutbastarde stärker, leistungsfähiger und ausdauernder, als das gewöhnliche Oukraïnarind.

IWANOFF berichtet, daß in FALZ-FEINS erwähntem, berühmtem Tierpark zum ersten Male auch Bastarde von *Bison americanus* ♀ und *B. europaeus* ♂ gezogen worden sind, die jetzt den „Clou“ des Parkes bilden. Da die Bastardbullen die Kuh, die ihnen zugeführt wurde, nicht deckten, konnte IWANOFF auch nicht durch Auffangen eines Ejakulats feststellen, ob reife Spermatozoen gebildet werden. Er untersuchte sodann den resezierten Hoden der einen Seite eines solchen Bastardbullens und konstatierte das Vorhandensein energisch beweglicher, normaler Spermien. Die weiblichen Hybriden sind fruchtbar. FALZ-FEIN hat schon mit ihnen durch Rückkreuzung Dreiviertelblutbastarde gezüchtet.

Ich will nur ganz beiläufig den Bastard zwischen dem Zeburind (*B. indicus* L.) und dem europäischen Rind (*Bos taurus*) erwähnen, welcher in gewissen Gegenden (Indien, Südafrika, Brasilien) von immer größerer ökonomischer Bedeutung wird. Das in Südasien heimische Zeburind kreuzt sich fruchtbar mit allen unsern domestizierten Rinderrassen. Es wird zwar wohl ganz allgemein als eine gute LINNÉsche Art betrachtet, aber seine Bastarde mit unsern Rindern sind nach verschiedenen, zuverlässigen Gewährsmännern unbeschränkt fruchtbar. Es unterscheidet sich von allen unseren heimischen Rindern scharf durch eine Reihe von Merkmalen, unter denen

der große Fetthöcker auf dem Widerriste das auffälligste ist. Für Vererbungsuntersuchungen läge hier an und für sich ein außergewöhnlich aussichtsreiches Material vor. Allein die Untersuchung würde hinwiederum dadurch ganz bedeutend kompliziert, daß beim Zeburind, wie bei unserem einheimischen Rind verschiedene nach vielen Richtungen sehr abweichende Rassen vorkommen und daß sicher ein jedes importierte Zebu kompliziert heterozygotisch ist, mag es nach dem Exterieur und verschwommenen Beschreibungen der Bastarde wäre für unsere Zwecke ganz nutzlos. Bis genaue verwertbare Zuchtregister als Grundlagen für die genetische Beurteilung gewisser Merkmale existieren, wird es vermutlich noch lange gehen. Der Zebubuckel soll sich bei den Bastarden bald völlig verlieren. Unter welchen Zuchtverhältnissen sich dieser Schwund vollzieht, darüber sind wir ganz ungenügend orientiert. Jedenfalls liegt das Gebilde, als in den Augen des Europäers unschön, ganz und gar nicht in der Zuchtrichtung.

B. Das Hausschaf. *Ovis aries* L.

I. Vererbung der Haarfarbe. White, Davenport, Wood, J. B. Robertson.

Die Angaben in dem mehr populär-züchterischen Artikel von Taylor White (1901), Neuseeland, sind nicht genügend präzise und protokollarisch dokumentiert, um hier ausführlich referiert zu werden. Nach seinen eigenen Erfahrungen und bei andern Züchtern eingezogenen Erkundigungen lassen sich schwarze (und farbige) Schafe, die in weißen Herden auftreten, in kürzester Frist rein züchten, wenn man nur schwarze mit schwarzen paart. Als WHITE nach zehnjähriger Zucht der schwarzen Farbrasse schwarze Mutterschafe mit weißen Merinoschafböcken kreuzte, erhielt er fast lauter weiße Lämme und nur wenige schwarze, etwa 4 auf 100 weiße.

In zwei Jahren, sagt WHITE, wird seine schwarze Herde vollständig in eine weiße verwandelt sein.

Wir geben eine Mitteilung von C. B. Davenport (1905) über die Vererbung der schwarzen Haarfarbe beim Schafe im Auszug wieder, obschon sie nicht auf einer experimentellen Untersuchung beruht, sondern auf den sehr genau geführten Stammbaum-Zuchtprotokollen von BELL über 877 Schafe seiner Zuchten (BELL, ALEXANDER GRAHAM, Sheep Catalogue of Beinn Bhreagh, Victoria Co., Nova Scotia, 22 pp., Washington D. C. 1904). Es lassen sich nämlich aus diesen Protokollen Zahlenverhältnisse ermitteln.

1. Von 20 F_1 -Nachkommen, deren beide Eltern schwarz waren, werden 19 als schwarz notiert. Die einzige Ausnahme, ein weißes weibliches Schaf, erwies sich bei genauerer Erkundigung als unzuverlässig.

2. Es werden 51 Schafe notiert, deren einer Elter schwarz, deren anderer Elter weiß war, und zwar heterozygotisch weiß, denn er war das Kreuzungsprodukt von Weiß und Schwarz. Von diesen 51 Schafen waren 26 weiß und 25 schwarz. (Es wird nicht ausdrücklich angegeben, daß der heterozygotische Elter weiß war.)

3. Von 47 Nachkommen, deren beide Eltern heterozygotisch waren, werden 40 als weiß und 7 als schwarz notiert. In allen Familien mit einer einzigen Ausnahme bleibt das Zahlenverhältnis der schwarzen zu den weißen hinter dem theoretischen von 25% zurück. Es handelt sich also um eine bloße Annäherung

an die MENDELSche Ratio 3 : 1, die vielleicht irgendeinem „modifying factor“ zuzuschreiben ist.

4. 3 weiße Schafe, soviel bekannt rein weißer Abstammung, wurden mit schwarzen gekreuzt und 13 Junge erzielt, die alle weiß waren.

In dieser letzten Gruppe (4.) findet sich indes ein Fall, welcher der Erklärung Schwierigkeiten bietet, über den wir aber nicht ausführlicher berichten wollen.

Man wird DAVENPORT beipflichten, wenn er sagt, daß diese Ermittlungen dafür sprechen, daß bei den Schafen die schwarze Haarfarbe gegenüber der weißen (nicht zu verwechseln mit Albinismus!) sich als rezessiv (im alten MENDELSchen Sinne) erweist.

Hierher auch Davenport (1906, Report).

Nach Davenport (1908) ist in der Tat (auch bei der Ziege) die weiße Haarfarbe dominant über die schwarze, aber nicht über die rote.

Wood (1906, 1908) kreuzte Suffolkschafe mit schwarzem Gesicht mit Dorsetschafen, deren Gesicht weiß ist. Die Individuen der F_1 -Generation besaßen gescheckte Gesichter. Bei Inzucht spaltete die F_2 -Generation nach dem monohybriden MENDELSchen Typus 1:2:1 in weiße, gescheckte und schwarze Gesichter. Es ist dies einer der seltenen Fälle der Mosaikvererbung („particulate inheritance“).

Über einen interessanten Fall alternativer Vererbung nach dem *Mirabilis*-Typus (intermediäre Ausbildung der Merkmale im heterozygotischen Zustande), der zugleich ein schönes Seitenstück zu den blauen Andalusiern (Seite 46 ff., XII) bildet, berichtet J. B. Robertson (1909/10) und nach ihm Bunsow (1910). Er bezieht sich auf die graublauen (aschgrauen) Wensleydale-Schafe, deren Hauptrassekennzeichen die graublaue Haut, ein graublaues Vließ und besonders ein graublaues Gesicht sind. Diese graublauen Schafe züchten nie rein. ROBERTSON ermittelte das Resultat von 2000 Paarungen graublauer Schafe untereinander. — Danach waren von den Nachkommen 55% graublau in verschiedenen Schattierungen, 23% schwarz und 22% weiß. Kreuzte er schwarze Böcke mit weißen Müttern oder umgekehrt, weiße Böcke mit schwarzen Müttern, so waren die Lämmer ohne Ausnahme graublau. Die von blauen geborenen schwarzen und weißen Schafe züchten bei Farbeninzucht rein weiter. Kreuzt man dagegen blaue Schafe mit den extrahierten (wir sagen resurgenten A. L.) weißen, so erhält man blaue und weiße Lämmer in ungefähr gleicher Zahl, und ebenso erhält man blaue und schwarze in ungefähr gleicher Zahl, wenn man blaue mit resurgenten schwarzen kreuzt.

II. Hornlosigkeit und gehörnter Zustand. Geschlechtsbegrenzte Vererbung? Einfluß von Gonadenhormonen? Vierhörnigkeit. Wood, Arkell und Davenport, Castle.

Hierüber hat zunächst Wood (1905, 1908) Untersuchungen angestellt, mit bemerkenswerten Ergebnissen. Die Originalabhandlungen waren uns leider nicht zugänglich. Wir referieren nach den Mitteilungen von BATESON 1909.

Wood benutzte die Dorset-Rasse der Schafe, bei welcher die zwei Hörner in beiden Geschlechtern wohl entwickelt sind, und die Suffolk-Rasse, bei welcher die Hörner in beiden Geschlechtern fehlen.

In der durch Kreuzung dieser Rassen erzielten F_1 -Generation bekamen alle Widder gut ausgebildete Hörner; die weiblichen Schafe hingegen blieben hornlos. In der durch Inzucht gewonnenen F_2 -Generation aber traten alle 4 Typen wieder auf, gehörnte und hornlose Widder (3:1?) und gehörnte und hornlose Schafgeißen (1:3?). (Fig. 235.)

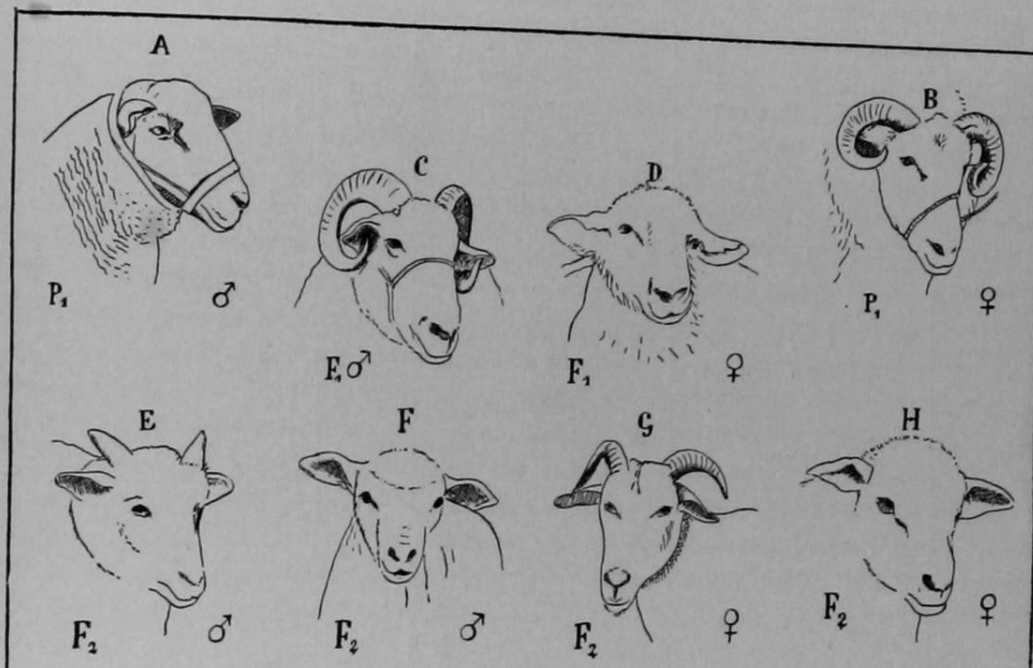


Fig. 235.

Die Woodsche Kreuzung des in beiden Geschlechtern hornlosen Suffolkschafes mit dem in beiden Geschlechtern gehörnten Dorsetschaf. A Suffolkböck, B Dorsetmutter, C F_1 -Bock, gehörnt, D F_1 -Weibchen, hornlos, E—H die vier F_2 -Typen; E gehörnter Bock, F hornloser Bock, G gehörntes weibliches Schaf, H ungehörntes weibliches Schaf. Skizzen nach der Reproduktion der Woodschen Photographien bei BATESON (1909), die z. T. sehr undeutlich sind.

Im Anschluß an diese Untersuchungsergebnisse von Wood haben **T. R. Arkell** und **C. B. Davenport** Untersuchungen über die Vererbung der Hornlosigkeit beim Schafe angestellt, über deren Resultate sie in einer vorläufigen Mitteilung (1912) berichten. Zu den Zuchtversuchen wurden verwendet: als gehörnte Weibchen Dorsetschafe, als gehörnte Widder Rambouillets, Dorsets und Böcke der vierhörnigen, schottischen Rasse; als hornlose Zuchttiere hauptsächlich Downschafe. Die Zuchtversuche wurden zum größeren Teil in der „New Hampshire Agricultural Experiment Station“, zum kleineren in der „Station for Experimental Evolution at Cold Spring Harbor“ ausgeführt. Es liegt den Autoren in der vorliegenden Veröffentlichung hauptsächlich daran, die festgestellte geschlechts-

begrenzte Vererbungsweise an Hand der Chromosomentheorie der geschlechtsbegrenzten Vererbung zu erklären.

In einer tabellarischen Übersicht, die wir reproduzieren, stellen die Verff. einerseits die Resultate zusammen und fügen andererseits die genotypische Formulierung hinzu, die ihren Ansichten ARKELL und DAVENPORTS tabellarische Übersicht ihrer Zuchtversuche mit gehörnten und hornlosen Schafen.

Differentialformeln für die genotypische Konstitution. X Geschlechtschromosoma, H Gen für die Hornbildung, I Hemmungsfaktor der Hornbildung			Anzahl der gehörnten oder hornlosen Nachkommen			
Männlicher Elter		Weiblicher Elter	Männchen		Weibchen	
			Gehörnt	Hornlos	Gehörnt	Hornlos
Soma	$Xx h h I i$ (hornlos)	$XX h h I I$ (hornlos)				
Gameten	$X h I$ $x h i$	$X h I$				
Zygoten	$Xx h h I i$ (hornlos)	$XX h h I I$ (hornlos)	0	4	0	12
Soma	$Xx h h I i$ (hornlos)	$XX H h I I$ (hornlos)				
Gameten	$X h I$ $x h i$	$X H I$ $X h I$				
Zygoten	$Xx H h I i$ (gehörnt)	$XX H h I I$ (hornlos)	(2)	(2)	(0)	(2)
	$Xx h h I i$ (hornlos)	$XX h h I I$ (hornlos)	2	2	0	2
Soma	$Xx h h I i$ (hornlos)	$XX H H I I$ (gehörnt)				
Gameten	$X h I$ $x h i$	$X H I$				
Zygoten	$Xx H h I i$ (gehörnt)	$XX H h I I$ (hornlos)	15	0	0	24
Soma	$Xx H h I i$ (gehörnt)	$XX h h I I$ (hornlos)				
Gameten	$X H I$ $X h I$ $x H i$ $x h i$	$X h I$				
Zygoten	$Xx H h I i$ (gehörnt)	$XX H h I I$ (hornlos)	(5)	(5)	(0)	(8)
	$Xx h h I i$ (hornlos)	$XX h h I I$ (hornlos)	0	1	0	8
Soma	$Xx H h I i$ (gehörnt)	$XX H h I I$ (hornlos)				
Gameten	$X H I$ $X h I$ $x H i$ $x h i$	$X H I$ $X h I$				
Zygoten	$Xx H H I i$ } $Xx H h I i$ } (gehörnt) $Xx H h I i$ } $Xx H h I i$ (hornlos)	$XX H H I I$ (gehörnt) $XX H h I I$ } $XX H h I I$ } (hornlos) $XX h h I I$ }	(7,5) 6	(2,5) 4	(2) 1	(6) 7
Soma	$Xx H h I i$ (gehörnt)	$XX H H I I$ (gehörnt)				
Gameten	$X H I$ $X h I$ $x H i$ $x h i$	$X H I$				
Zygoten	$Xx H H I i$ (gehörnt)	$XX H H I I$ (gehörnt)	(10)	(0)	(4)	(4)
	$Xx H h I i$ (gehörnt)	$XX H h I I$ (hornlos)	10	0	4	4

Differentialformeln für die genotypische Konstitution. X Geschlechtschromosom, H Gen für die Hornbildung, I Hemmungsfaktor der Hornbildung				Anzahl der gehörnten oder hornlosen Nachkommen			
Männlicher Elter		Weiblicher Elter		Männchen		Weibchen	
				Gehörnt	Hornlos	Gehörnt	Hornlos
Soma	$XxHHIi$ (gehört)	$XXhhII$ (hornlos)					
Gameten	XHI xHi	XhI					
Zygoten	$XxHhIi$ (gehört)	$XXHhII$ (hornlos)	5	0	0	8	
Soma	$XxHHIi$ (gehört)	$XXHHII$ (gehört)					
Gameten	XHI xHi	XHI					
Zygoten	$XxHHIi$ (gehört)	$XXHHII$ (gehört)	6	0	14	0	

entspricht. Sie sagen, daß die Resultate sehr nahe mit der theoretischen Erwartung übereinstimmen. Diese Aussage ist insofern etwas mißlich, als die Verff. doch auch ihre theoretischen Prämissen den vorliegenden tatsächlichen Resultaten extra angepaßt haben.

Diese Prämissen sind folgende:

1. Verff. nehmen an, daß beim Schaf, wie beim Menschen (sie zitieren als Autorität GUYER [1910]) das männliche Geschlecht digametisch ist. Es besitzt nur ein X-Chromosoma, ist also mit Bezug auf dieses Chromosoma heterozygotisch (Xx). Das weibliche Geschlecht dagegen ist homogametisch (XX). (Zur Orientierung über diese Bezeichnungen verweise ich auf den Art. XXXII, S. 109 ff. des 1. Hauptteils und auf das betreffende ausführliche Kapitel im 2. Bande. A. L.)

2. Verff. nehmen einen Hemmungsfaktor der Hornbildung (I „Inhibitor“, i sein Fehlen) an, welcher geschlechtsverknüpft, d. h. stets mit einem X-Chromosoma verbunden ist. Also ist auch I im männlichen Geschlecht hetero-, im weiblichen homozygotisch.

3. Verff. führen ein Gen H für die Hornbildung ein; h bezeichnet das Fehlen desselben.

4. Ist in der sich entwickelnden Zygote der Hemmungsfaktor heterozygotisch, in der Einzahl, vorhanden, so vermag er die Entwicklung des Hornfaktors H nicht zu verhindern, mag der letztere homo- oder heterozygotisch vorkommen. Der doppelt, homo- oder heterozygotisch vorkommende Hemmungsfaktor dagegen hemmt zwar die Entfaltung des Hornfaktors, wenn dieser heterozygotisch (einfach) vorkommt, ist aber ohnmächtig gegenüber dem homozygotischen (doppelten) Hornbildungsgen.

In den vier Kolonnen rechts sind die tatsächlichen Frequenzen der einzelnen Phänotypen in der Nachkommenschaft angegeben, darüber in Klammern in den komplizierteren Fällen die theoretisch erwarteten Zahlen.

In ihrer Mitteilung erwähnen ARKELL und DAVENPORT die auch von anderer Seite geäußerte Ansicht CASTLES, die dieser 1911 in seinem kleinen Vererbungsbuch (S. 102) vertreten hat, wonach der Grund dafür, daß die Hörner im männlichen Geschlecht stärker als im weiblichen entwickelt sind, darin beruht, daß von den männlichen Geschlechtsdrüsen ein Stoff an das Blut abgegeben wird, welcher das Wachstum der Hörner begünstigt. Sie zitieren dabei auch die Angabe CASTLES, daß beim Merinoschaf (bei welchem gewöhnlich das Männchen und nur dieses Hörner trägt) die Bildung der Hörner auch beim Bock unterbleibt, wenn dieser frühzeitig kastriert wird. Hierzu bemerken sie, daß CASTLE Belege für diese letztere Behauptung, angesichts ihrer Tragweite, hätte erbringen sollen.

Hierauf antwortete Castle in einer späteren Nummer derselben Zeitschrift (Science, 1912, p. 574—575), daß er persönlich für seine Behauptung einstehe. Er ist selbst auf einer Farm aufgewachsen, wo Merinoschafe in großer Zahl gehalten wurden. Soweit er sich zurückerinnert und bis er 21 Jahre alt war, wurde die Kastration jedes Jahr an 50 und mehr Widderlämmern ausgeführt. Das Resultat war ihm ganz genau bekannt. Wenn das Widderlamm ganz früh, etwa während des ersten Monats nach der Geburt kastriert wurde, so entwickelten sich keine Hörner. Wenn aber die Kastration zwei oder drei Monate verschoben wurde, so begannen die Hörner sich zu entwickeln, bis die Kastration ihrem Wachstum ein sofortiges Ende bereitete.

Bei der einzigen ihm bekannten Ausnahme, wo die Hörner einige Wochen lang weiter wuchsen, ergab sich bei näherem Zusehen, daß das Tier unvollständig kastriert worden war. Die nachträgliche Ergänzungsoperation verursachte ein Aufhören des Wachstums der Hörner. CASTLE betont, daß sämtliche Schafe der Zucht seines Vaters immer reinrassige Atwood-Merinoschafe waren und daß alle weiblichen Schafe stets hornlos, alle nicht kastrierten Widder ausnahmslos und uniform gehörnt waren. Er hält, angesichts dieser Tatsachen, die Annahme eines an das Geschlechtschromosoma gebundenen Hemmungsfaktors für unnötig. — Bei Schafstämmen, bei denen Hörner in beiden Geschlechtern vorkommen, sind die Hörner bei den Böcken größer als bei den Weibchen und bei nicht kastrierten größer als bei kastrierten. CASTLE vermutet, daß nach Injektion von Hodenextrakt die weiblichen Schafe denjenigen des Widders ähnliche Hörner bilden würden. Experimentell ließe sich auch feststellen, ob Ovarialextrakt die Bildung von Hörnern hemmt. Er hebt hervor, daß die Resultate von ARKELL und DAVENPORT lediglich diejenigen von WOOD bestätigen und daß man zur Erklärung vollständig mit der einfachen (auch von uns S. 146 mitgeteilten) Annahme BATESONS auskommt, daß der gehörnte Zustand im männlichen Geschlecht dominant, im weiblichen rezessiv ist. — Wenn ARKELL und DAVENPORT erwähnen, daß GUYER beim Manne ein einfaches X-Chromosoma gefunden hat, so verweist CASTLE darauf, daß GUTHERZ diese Beobachtung nicht bestätigen konnte. Schließlich wendet sich CASTLE in sehr lebhafter Weise gegen die unzulässig große und auch unnötige Kompliziertheit des ARKELL- und DAVENPORTSchen Erklärungsversuches. Die kurze Replik von ARKELL und DAVENPORT (ibid. S. 927) bringt nichts von Belang.

In der „Station for Experimental Evolution“ in Cold Spring Harbour sind Versuche über die Vererbung der Vierhörnigkeit beim Schafe begonnen worden. Der Direktor C. B. DAVENPORT kündigt vorläufig an (Report 1911), daß sowohl Männchen als Weibchen durchgängig von der Vierhörnigkeit auffallend stark beeinflußt werden. Die Vierhörnigkeit ist dominant. Sie scheint auf einem besonderen Faktor zu beruhen. (Vgl. ROBERT MÜLLER, Vierhörnigkeit bei der Ziege.)

In einigen Fällen sind neue Rassen (des Schafes) plötzlich entstanden. So wurde 1791 in Massachusetts ein Widderlamm mit kurzen, krummen Beinen und einem langen Rücken, wie ein Dachshund, geboren. Von diesem einen Lamm wurde die halbmonströse Otter- oder Ancon-Rasse gezüchtet. Da diese Schafe nicht über die Hürden springen konnten, so glaubte man, sie würden wertvoll sein. Sie sind aber von Merinos verdrängt worden und auf diese Weise ausgestorben. Diese Schafe sind merkwürdig, weil sie ihren Charakter so rein fortpflanzten, daß Oberst HUMPHREYS (Philosoph. Transactions. London 1813, S. 88) nur von „einem einzigen zweifelhaften Fall“ hörte, wo ein Anconwiddler und -Mutterschaf nicht einen Anconwurf erzeugt hätten. Werden sie mit anderen Rassen gekreuzt, so gleicht die Nachkommenschaft mit seltenen Ausnahmen, statt intermediären Charakters zu sein, vollständig den beiden Eltern; sogar bei Zwillingen glich der eine dem Vater, der andere der Mutter. Endlich hat man „beobachtet, daß sich die Ancons zusammenhalten und sich von dem Reste der Herde, wenn sie mit anderen Schafen in der Einfriedigung gehalten werden, trennen“.

Inzwischen hat C. L. BRISTOL einen noch ausführlicheren Bericht über das Auftreten der Otterrasse ausfindig gemacht und im *American Naturalist* vol. 42, No. 496, April 1908, S. 282, abgedruckt. Er findet sich in „President TIMOTHY DWIGHTS Travels in New England and New York“ (New Haven 1822, vol. 3, S. 134). Die Reise fand ungefähr 1798, also nicht lange nach dem plötzlichen Auftreten der Rasse in Mendon, statt. Der Ort Mendon liegt etwa 18 Meilen südöstlich von Worcester, Mass. Der Bericht lautet in deutscher Übersetzung:

„In diesem Stadtbezirk hatte, wenn man mir genau berichtet hat, ein Mutterschaf zwei Junge geworfen, deren Körperbau, wie der Eigentümer beobachtete, von dem aller anderen Schafe der Gegend abwich; namentlich waren die Vorderbeine viel kürzer und nach innen gebogen, so daß sie eine entfernte Ähnlichkeit mit Klumpfüßen („club feet“) hatten. Auch war ihr Rumpf dicker und plumper. Während ihres Heranwachsens zeigten sie sich zahmer („more gentle“), weniger lebhaft und weniger zum Herumstreifen geneigt als andere Schafe und unfähig, die in der Gegend häufigen Steinmauern zu übersteigen. Da sie verschiedenen Geschlechts waren, so suchte der Besitzer die Rasse fortzupflanzen. Der Versuch war erfolgreich. Die Nachkommen hatten alle die Merkmale der Eltern, und obschon inzwischen ihre Zahl zu vielen Tausenden angewachsen ist, zeigen sie doch keine erhebliche Abänderung. Man hat mir mitgeteilt, daß man die neue Rasse auch mit der gewöhnlichen in der Gegend gezüchteten Rasse gekreuzt hat und daß die Lämmer in allen Fällen entweder dem Vater oder der Mutter glichen, nie zeigten sie auch nur die geringste erkennbare Vermischung der Merkmale. Man nannte diese Schafe Otterschafe wegen einer gewissen Ähnlichkeit mit der Fischotter. Ihr Fleisch soll gut gewesen sein, und ihre Wolle weder an Menge und Länge, noch an Feinheit derjenigen gewöhnlicher Schafe nachgestanden haben. Als ihren besonderen Wert aber betrachtete man ihr ruhiges Verbleiben innerhalb jeglicher Umzäunung. In einer Gegend, wo Steinmauern als Zäune so allgemein verbreitet sind, wie in vielen Teilen von Neu-England, mögen derartige Schafe von unbezahlbarem Werte sein.“

Wir dürfen wohl annehmen, daß es sich beim Auftreten der dachsbeinigen Schafe um eine typische Mutation handelte. Auch hier scheint die Kurzbeinigkeit wie beim Hunde gegenüber der normalen Länge der Extremitäten dominant zu sein. Wahrscheinlich war der Rumpf nur scheinbar dicker und plumper. Daß die Wolle und die Qualität des Fleisches unverändert blieb, ist fast selbstverständlich und was das zahmere Temperament anbetrifft, so möchten wir fast vermuten, daß die Tiere aus der Not eine Tugend machten.

C. Die Hausziege. *Capra hircus* L.

**Ohrläppchen (Aurikeln). Hängeohr. Davenport. Vielhörigkeit.
Robert Müller. Angebliche Kreuzungsversuche. Ernst Binder.**

Die unter CHARLES B. DAVENPORTS Leitung stehende Station für Experimentelle Entwicklungslehre zu Cold Spring Harbour, Long Island, N. Y., erhielt, wie Davenport (1906) berichtet, im September 1905 (1904?) ein Paar Irländerziegen mit überzähligen Aurikeln. Diese sind beim Bock gut ausgebildet. Bei der Geiß findet sich rechts ein sehr kleines Läppchen („wattle“) am Nacken, welches auf der linken Seite fehlt, immerhin aber durch eine andersgefärbte Stelle am Haar angedeutet wird.

Näheres über solche Aurikeln beim Menschen, dem Schweine, dem Schaf und der Ziege findet man in WILLIAM BATESONS Buch „Materials for the Study of Variation“ 1894, S. 177—180. Beim Menschen sind sie nicht selten mit Halsfisteln (persistierenden Kiemenspalten) vergesellschaftet. Sie werden als den normalen Ohrmuscheln serial homologe, abnormale Bildungen betrachtet.

Am 12. Januar 1905 gebar die Irländergeiß von einem unbekannten Bock zwei Zicklein, ein männliches und ein weibliches. Nur das letztere hatte akzessorische

Läppchen. Am 19. September desselben Jahres erhielt sie wieder ein Paar Junge und zwar von dem Irländerbock mit den beiden deutlichen Aurikeln. Von den beiden Zicklein (ein ♀ und ein ♂) hat nur das Männchen akzessorische Ohrläppchen. DAVENPORT vermutet, daß das Merkmal dominant ist, daß es aber bei den Irländerziegen heterozygotisch vorhanden ist. In zwei späteren Berichten (1908 und 1910, Report), findet sich ohne weitere Angaben die einfache Bemerkung, daß die akzessorischen Aurikeln über ihre Abwesenheit dominieren.

Wir dürfen bei dieser Gelegenheit einen in BATESONS oben zitiertem Buche erwähnten Vererbungsfall anführen. Es heißt dort: „GOUBAUX berichtet über zwei Geißen in einer Farm, von denen die eine Halsläppchen besaß, die andere nicht. Beide warfen gleichzeitig je ein Paar Zicklein. Jedes Paar bestand aus einem Männchen und einem Weibchen. Bei dem einen Paar hatte nur das Männchen, bei dem andern nur das Weibchen die akzessorischen Aurikeln. Die Beschaffenheit des Vaters dieser Zicklein war unbekannt.“

Nach Davenport (1910, Report) ist das Hängeohr der indischen Ziege dominant über das aufrechte der irländischen. Nichts näheres.

Robert Müller (1912), Professor an der landw. Akademie Tetschen-Liebwerd (Böhmen) hat, mit dem Hauptzweck, die Wirkung der Inzestzucht experimentell



Fig. 236.

Die Stammziege No. 1 der ROBERT MÜLLERSchen Zucht. Mit 4 getrennten Hörnern. Nach ROBERT MÜLLER, 1912.



Fig. 237.

Der Ziegenbock No. 3. Jederseits 2 Hornanlagen, die jedoch zu einem kräftigen Horn verschmolzen. Nach R. MÜLLER.

zu prüfen, Kreuzungsversuche mit vierhörnigen Ziegen angestellt, die, wiewohl noch von beschränktem Umfang, doch schon sehr bemerkens-

werte Resultate ergeben haben. Er diskutiert gegen den Schluß seiner kurzen Abhandlung auch in einigen Sätzen die Frage, inwieweit die Vielhörigkeit der Ziegen den MENDELSchen Regeln folgt und findet dabei, daß diese Frage wegen der geringen

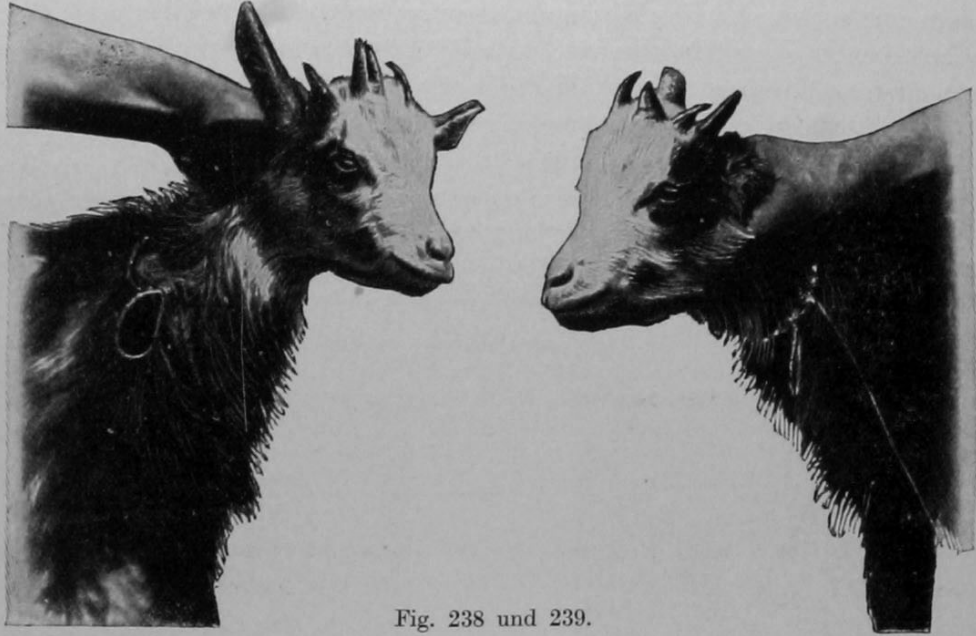


Fig. 238 und 239.

Bocklamm No. 12 mit ursprünglich 6 Hornanlagen, von rechts und links. Durch Inzucht von Bruder (vierhörig) und Schwester (zweihörig) entstanden. Nach R. MÜLLER.



Fig. 240 und 241.

Mutterlamm No. 13 mit ursprünglich 5 Hornanlagen. Vollschwester von No. 12. Von rechts und links. Nach R. MÜLLER.

Zahl der gezüchteten Generationen noch nicht mit Sicherheit beantwortet werden kann, so viel könne man sagen, daß die Vierhörigkeit der Zweihörigkeit in der Erblichkeit mindestens gleichwertig ist. Das Verhältnis der zweihörnigen Tiere zu

den vierhörnigen stelle sich wie 1 : 1 oder 1 : 2. Hierin liegen aber keine reinlichen MENDELSchen Kriterien. Aus den ROBERT MÜLLERSchen Versuchen geht hervor, daß Kreuzung von vierhörnigen untereinander neben vierhörnigen auch zweihörnige Nachkommen liefert. Es ist also eine gewisse Indikation vorhanden, daß die Vierhörnigkeit dominant ist. Leider hat es R. MÜLLER versäumt, zweihörnige Hybride untereinander zu kreuzen, um durch Zucht einer genügend großen Nachkommen-schaft festzustellen, ob die Zweihörnigkeit wirklich rezessiv ist. Ich will vorläufig mit allem Vorbehalt die Dominanzverhältnisse in diesem Sinne deuten. Mit A bezeichne ich den Faktor für Vier- oder Vielhörnigkeit in allen ihren Variationen und mit a die Zweihörnigkeit. Dann wäre eine homozygotisch vielhörnige Ziege mit AA und eine zweihörnige mit aa zu bezeichnen. — R. MÜLLER sagt, daß in der Umgebung seines Wohnsitzes die vierhörnige Mutation „ab und zu“ vorkommt. Das Ausgangstier seiner Versuche war eine achtjährige, grauschimmelige Ziege (Fig. 236)



Fig. 242 und 243.

Die Geiß No. 13 der Figg. 240 u. 241 im erwachsenen Zustande. Nach einer mir von Prof. R. MÜLLER zur Verfügung gestellten Photographie.

mit vier getrennten, gut entwickelten Hörnern, die durch Inzucht verschiedener Kreuzungsprodukte aus dem Landschlag hervorgegangen war (No. 1). Die Wahrscheinlichkeit spricht also dafür, daß diese Stammziege heterozygotisch (Aa) war. „Von einem unbekannten, angeblich rehbraunen, zweihörnigen Bock gedeckt (No. 0), gebar sie drei Junge, zwei Ziegenlämmer und ein Bocklamm“ No. 2, 3 und 4.

Und nun will ich, lediglich in etwas anderer Anordnung und unter Bezugnahme auf die vorläufig vermuteten Dominanzverhältnisse, die Zuchtergebnisse ROBERT MÜLLERS genau zusammenstellen, die der Verfasser durch eine Reihe von Abbildungen illustriert (Fig. 236—243).

1. Versuch.

Ausgangsgeneration: No. 1. Vierhörnige Mutterziege (Fig. 236) \times No. 0 Zweihörniger Ziegenbock.
 $AA \times aa$

Formeln: Nachkommengeneration: Drei Ziegen, davon zwei vierhörnig (Aa) und eine zweihörnig (aa)
 Nämlich No. 2. aa . Ein dunkel rehfarbiges Mutterlamm
 (♀) mit zwei Hörnern.

No. 3. *A a*. Ein Lammbock mit vier Hornanlagen (Fig. 237). Die beiden Anlagen jederseits verschmolzen jedoch zu einem starken Horn. No. 3 war rehfärbig mit weißen Abzeichen.

No. 4. *A a*. Eine Geiß mit vier getrennten Hörnern. Hörner rechts enger stehend als links. Schwarzbunt.

Theoretische Erwartung: 50 % vierhörig (*A a*) und 50 % zweihörig (*a a*).

2. Versuch.

Elterngeneration: Kreuzung der vierhörigen Ausgangsziege No. 1 mit ihrem Sohn No. 3 (jederseits 2 zu einem kräftigen Horn verschmolzene Hornanlagen).

Formeln:

$$A a \times A a$$

Nachkommenschaft: In zwei Würfen 7 Lämmer (3 + 4), davon 4 vierhörig (*A A* oder *A a*) und 3 zweihörig (*a a*). Nämlich:

No. 7 ♀ (*a a*). 2 Hornhöcker. Etwas geschimmelt.

No. 8 ♂ (*A A* oder *A a*). 4 Hornanlagen, jederseits 2 verschmolzen. Grauschimmel.

No. 9 ♂ (*A A* oder *A a*). 4 Hornanlagen, getrennt, rechts einander mehr genähert als links. Grauschimmel.

No. 14 ♂ (*a a*). 2 Hornhöcker. Weißbunt. Am 2. Tage eingegangen.

No. 15 ♂ (*A A* oder *A a*). 4 Hornanlagen, eng beieinander stehend, rechts enger als links. Schwarzbunt.

No. 16 ♂ (*a a*). 2 Hornanlagen. Schwarzbunt.

No. 17 ♂ (*A A* oder *A a*). 4 Hornanlagen, rechts enger stehend als links. Grauweiß.

Theoretische Erwartung: $\underbrace{25\% A A + 50\% A a}_{75\% \text{ vierhörig}} + 25\% a a$
75 % vierhörig + 25 % zweihörig.

3. Versuch.

Kreuzung des starkhörigen, heterozygen Bockes No. 3 (vier Hornanlagen, *A a*) mit der zweihörigen, hybriden Schwester No. 2.

Formeln:

$$A a \times a a$$

Nachkommenschaft: In zwei Würfen 3 (1 + 2) Lämmer, davon 1 zweihörig (*a a*) und 2 vierhörig (*A a*). Nämlich:

No. 5 ♂ (*a a*). 2 Hörner. Dunkel rehfärbig.

No. 12 ♂ (*A a*). 6 Hornhöcker, 2 davon rechts verwachsen. Braunbunt mit wenig weißen Abzeichen. (Fig. 238 und 239.)

No. 13 ♀ (*A a*). 4, bzw., da einer gespalten, 5 Hornhöcker, rechts enger stehend als links. Braunbunt mit weißen Abzeichen. (Fig. 240—243.)

Theoretische Erwartung: 50 % *A a* (vierhörig) + 50 % *a a* (zweihörig).

4. Versuch.

Kreuzung des starkhörigen, heterozygen Bockes No. 3 (jederseits zwei verschmolzene Hornanlagen, *A a*) mit seiner heterozygen, getrennt-vierhörigen Schwester No. 4 (*A a*).

Formeln:

$$A a \times A a$$

Nachkommenschaft: In zwei Würfen 3 (1 + 2) Lämmer, davon 1 zweihörig (*a a*) und 2 vierhörig (*A A* oder *A a*). Nämlich:

No. 6 ♀ (*AA* oder *Aa*). 4 Hörner, rechts enger stehend als links. Schwarzbunt.

No. 10 ♂ (*aa*). 2 Hornhöcker. Schwarzbunt mit wenig weißen Abzeichen.

No. 11 ♂ (*AA* oder *Aa*). 4 Hornhöcker, links 1 Spaltanlage. Schwarzbunt mit mehr weißen Abzeichen.

Theoretische Erwartung: $25\% AA + 50\% Aa + 25\% aa$
 $\quad\quad\quad 75\% \text{ vierhörnig} \quad + \quad 25\% \text{ zweihörnig.}$

5. Versuch.

Kreuzung des starkhörnigen, heterozygen Bockes No. 3 (die beiden Hornanlagen jederseits verschmolzen, *Aa*) mit seiner vierhörnigen, wahrscheinlich auch heterozygen Tochter No. 6.
 Formeln: $Aa \times$ (vermutungsweise) Aa .

Nachkommenschaft: 2 Lämmer, 1 vierhörnig (*AA* oder *Aa*) und 1 zweihörnig (*aa*).

Nämlich: No. 18 ♀ (*AA* oder *Aa*), vermutlich 4 Hörner. Schwarzbunt. Am 2. Tage gestorben.

No. 19 ♂ (*aa*). 2 Hörner. Rehfarbig. Ohne weiße Abzeichen.

Theoretische Erwartung: $25\% AA + 50\% Aa + 25\% aa$
 $\quad\quad\quad 75\% \text{ vierhörnig} \quad + \quad 25\% \text{ zweihörnig.}$

ROBERT MÜLLER macht ganz kurze Angaben und gibt schematische Abbildungen über die getrennten Hornanlagen jederseits und ihre eventuelle Verschmelzung. Über die interessante 6hörnige Ziege No. 12 (Fig. 238 und 239) teilt er noch folgendes Nähere mit: „Die Hornanlagen verteilen sich auf die beiden Hälften der Stirnfläche derart, daß links drei voneinander getrennte, rechts eigentlich nur zwei Hörner sitzen, von denen aber das vordere durch Verwachsung aus zwei Hornanlagen entstanden ist. Die Hörner sind bis auf die zwei verwachsenen vollständig voneinander getrennt.“

Der Verf. lenkt die Aufmerksamkeit — mit Recht — auf die Ziegen No. 12 und 13 mit mehr als 4 Hörnern. Er meint, daß das Erscheinen dieser Tiere in der F_2 -Generation der Verwandtschaftszucht vierhörniger Ziegen seine theoretische Voraussetzung bestätige, daß die Verwandtschaftszucht selbst eine Vermehrung der Hornanlagen herbeiführe. Hier wird man freilich ein großes Fragezeichen machen müssen. Von den beiden Eltern von No. 12 und 13 war die Mutter zweihörnig, der Vater heterozygotisch vierhörnig. Es wäre doch zu erwarten, daß vielhörnige Lämmer (mit mehr als 4 Hörnern) in der Verwandtschaftszucht eher fallen, wenn beide Eltern vierhörnig sind, was nie der Fall war.

MÜLLER konstatierte bei mehreren Hybriden Degenerationserscheinungen: Verschwächlichung des Knochengerüsts, Verkümmern der Muskelmasse oder Fehlen des Sauginstinkts, frühzeitiger Tod. Er hält diese Erscheinungen für Folgen der Inzucht. In einer fehlerhaften Lebenshaltung der Tiere konnte die Ursache nicht liegen.

„Nebenbei sei noch bemerkt, daß die Vielhörnigkeit eine Verminderung des Milchertrags herbeiführt. Die vierhörnigen Tiere gaben täglich nur 1—1,5 l Milch.“

Wie namentlich aus den Abbildungen hervorgeht, bietet die Vielhörnigkeit verschiedene interessante morphogenetische und entwicklungsmechanische Probleme.

Im Titel der Dissertation von Ernst Binder (aus dem zootechnischen Institut der Universität Bern, Vorstand: Prof. M. DUERST, 1910) werden u. a. auch „Kreuzungsexperimente“ mit Ziegen erwähnt. Die Kreuzungsexperimente, über die berichtet wird, beziehen sich auf eine von Direktor LUDWIG HECK im Zoologischen Garten in Berlin vorgenommene Kreuzung zwischen einer südafghanischen Schraubenziege, *Capra jerdoni* Hume ♂ und einer hybriden Ziegengeiß aus

einer Kreuzung der Himalaya-Schraubenziege, *Capra falconeri* Hügel ♂ und der Kurzhornziege ♀. Die „Resultate dieser Kreuzung“ bilden das „Material an Hybriden“, das dem Verf. zur Verfügung stand und bestehen aus einem (ganzen. A. L.) Bock, dessen Skelett auch zur Untersuchung vorlag. Verf. vergleicht den Schädel dieses „Dreiviertel-Blut-Mischlings“ 1. mit dem Schädel einer *Capra falconeri* aus Kaschmir, 2. mit zwei Schädelkalotten von *Capra aegagrus*, 3. mit dem Schädel der langhörigen *Capra hircus* Kelleri, Duerst (Walliser Sattelziege) und der *C. h. Rütimayeri*, Duerst. Es folgen 91 Messungen an Skeletteilen (exkl. Schädel) des Bastards und der Hausziege (Hasliziege), welche keine auffallenden Differenzen ergaben, nur daß die Dimensionen beim Mischling etwas größer sind. Schließlich wird die Haut des letzteren mit derjenigen der Hausziege verglichen. Wir teilen diese Inhaltsangabe mit, damit der interessierte Leser weiß, um was es sich bei den von BINDER signalisierten „Kreuzungsexperimenten“ mit Ziegen handelt. Interessant ist, daß der Verf. die Kreuzungsbefunde zu kritischen Betrachtungen über Abstammung und Verwandtschaft der Hausziege verwertet.

Dritter Teil.

Schweine. Suina.

Das Wildschwein und das Hausschwein, *Sus scrofa* L. und *S. scr. domesticus*.

I. Vererbung der Farbe und Zeichnung. Landois, Köhnert, Q. J. und J. P. Simpson, Spillman.

Über die ohne Schwierigkeit erfolgende, fruchtbare Kreuzung des Hausschweins (*Sus scrofa domesticus*) mit dem Wildschwein (*Sus scrofa* L.) finden sich in der Fachliteratur der Züchter und Landwirte manche Angaben, die uns aber wenig interessieren. Dagegen verdient eine Mitteilung von Prof. H. Landois (1903) alle Beachtung. Dieser Gelehrte hat im Westphälischen Zoologischen Garten zu Münster einen Wildeber wiederholt mit zwei Haus-sauen, No. I und II, fruchtbar gepaart. Er beschreibt vor allem die Färbung der neugeborenen Hybriden. Zum Verständnis sind wohl kurze Bemerkungen über die normalen, genuinen Jungen am Platze.

Die Jungen des Wildschweins heißen Frischlinge. Während der Pelz der Erwachsenen eine grauschwarzbraune Gesamtfärbung aufweist, sind die Frischlinge ledergelb, oben etwas intensiver, unten mehr ins Weißliche spielend. Auf dem Rücken des Körpers verlaufen 11 schwarzbraune Längsstreifen, jederseits 5, dazu der Aalstreifen in der dorsalen Mittellinie. Die Frischlinge sind reich, straff, borstig und dicht behaart.

Die Jungen des Hausschweins, die Ferkel, sind einfarbig weiß (fast albinotisch. A. L.). Sie sind fast nackt. Die spärlichen Haare sind farblos.

LANDOIS erhielt von jeder Sau zwei Mischlingswürfe. Das Interessante ist, daß jeder Wurf sowohl Individuen enthielt, die ganz wie Frischlinge aussahen, deren charakteristische Längsstreifung sie zur Schau trugen, als auch Indi-

viduen, die wie Ferkel einfarbig weiß waren. Von den frischlingsfarbigen Hybriden, die am Leben blieben und weiter wuchsen, sagt LANDOIS, daß sie braun wurden, mit einzelnen schwarzen Flecken.

Bemerkenswert ist, was LANDOIS über eine Erscheinung bei den ferkelartigen Hybriden sagt, die ganz an das „ghost pattern“ bei albinotischen, hybriden Ratten und die blassen, farblosen Bänder bei Hain- und Gartenschnecken erinnert.

„In dem über und über weißen Haarkleide ist die charakteristische Frischlingsstreifung wie in einem zarten Nebelbilde noch zu erkennen. Von vorn und halb von der Seite gesehen erscheinen weiß in weiß sowohl die Umrisse der hellen wie der dunklen Streifen, jedoch, wie gesagt, in ganz zarter, nebelhafter Weise.“

Der erste hybride Wurf von Sau I bestand aus 4 Jungen, von denen 2 frischlingsfarbig und 2 ferkelfarbig waren.

Beim späteren Schlachten dieser Sau fanden sich im Uterus 11 hybride Föten, von denen an 7 Stück die Frischlingsfärbung, an 4 Exemplaren die weiße Farbe schon deutlich zu erkennen war.

Der erste hybride Wurf der Sau II bestand aus 11 Jungen, von denen 6 frischlingsfarbig und 5 weiß waren.

Der zweite Wurf enthielt 13 Junge, 7 frischlingsfarbige und 6 weiße.

Im Temperament sind die Hybriden intermediär.

LANDOIS sagt: „Woher kommt es, daß in ein und demselben Wurf einige Junge dem Vater, die anderen der Mutter höchst ähnlich sind? Nach dem heutigen Stande der Wissenschaft sind wir nicht in der Lage, eine befriedigende Antwort darauf zu geben.“ Es will mir scheinen, daß es nicht allzu gewagt ist, auf LANDOIS' Frage zu antworten, daß vielleicht der eine Elter dominant merkmalig heterozygotisch, der andere rezessivmerkmalig und damit natürlich homozygotisch war und daß es sich hier um Rückkreuzungen handelt, welche, nach der Formel $Aa \times aa = 50\% Aa$ und $50\% aa$, von jedem elterlichen Phänotypus gleich viele Junge liefern sollen. Vielleicht war der Wildeber (der im Zoologischen Garten gehalten worden war) der heterozygotische Elter und enthielt einen allgemeinen Faktor für das Auftreten von Farbe beim Frischling in heterozygotischem Zustand, der bei dem Hausschwein fehlt. Schematisch wäre der Verlauf der Kreuzung folgendermaßen darzustellen:

	A sei das Gen für die Längsstreifung,	a Fehlen dieses Gens
	C sei das Gen für die Jugendfärbung,	c „ „ „
Ausgangsgeneration:	Wildeber	× Haussau
Formeln:	$AA Cc$	$aa cc$
Nachkommengeneration:	50 % $Aa Cc$, gefärbte Frischlingsstreifen,	
	50 % $Aa cc$, ungefärbte Frischlingsstreifen.	

Nach inhaltlich übereinstimmenden Referaten hat KÖHNERT (1903) Beobachtungen über die Kreuzung von Yorkshire- und Berkshire-schweinen mitgeteilt, die gewiß Beachtung verdienen. (Das in Frage stehende Yorkshireschwein ist einfarbig weiß, während das in England unter allen Schweinerassen am weitesten verbreitete und beliebteste Berkshireschwein einfarbig schwarz bei rosiger Haut ist, bloß mit weißen Abzeichen auf der Nase, der Stirn, den Füßen und dem Ende des Schwanzes, also mit peripherem Weiß. A. L.) Wir teilen das eine der Referate, aus denen sich ergibt, daß das Weiß der

Berkshireschweine dominantes Weiß ist und daß hier die Kreuzung von einfarbig Weiß mit einfarbig Schwarz keine Scheckzeichnung liefert, in extenso mit.

„In hiesiger Berkshire-Vollblutzucht sind seit vielen Jahren nebenbei Kreuzungen mit Yorkshire getrieben worden, um die Produkte zur Mast zu verwenden. Auf Grund von langjährigen Beobachtungen ist zu berichten, daß bei allen diesen Kreuzungen die weiße Farbe des Yorkshireschweines durchschlug. Es lieferte Berkshire-Eber \times Yorkshire-Sau immer weiße Ferkel, genau so wie umgekehrt Yorkshire-Eber \times Berkshire-Sau weiße Ferkel brachte.

Ein kaum merklicher dunkler Schimmer der Haut und vereinzelt schwarze Pünktchen waren zu beobachten, niemals aber wirkliche Schecken.

Während nun das Yorkshire-Schwein mit seiner Farbe durchzuschlagen scheint, tut dies das Berkshire mit seinen Eigenschaften. Alle Kreuzungsprodukte zeigen, zum Teil ganz, zum Teil in erhöhtem Maße, Berkshire-Eigenschaften in bezug auf Körperform und Mastfähigkeit. Nur zuweilen etwas größerer Körperbau erinnert an Yorkshire-Abstammung. Kreuzungsprodukte von B. \times Y. sind deshalb zu Mastzwecken vorzüglich.

Bemerkt sei noch, daß hier immer reinrassige Tiere in Frage kamen. Wenn man die von einmaliger Kreuzung erzeugten Produkte (Sauen) wieder zur Zucht verwendet, mit Yorkshire- oder Berkshire-Eber paart, dann werden schwarze und weiße Ferkel geliefert, Schecken nicht. Ein solcher Wurf brachte im Durchschnitt immer $\frac{2}{3}$ weiße und $\frac{1}{3}$ schwarze Ferkel.

Kreuzungen von Berkshire-Ebern und Landschweinsauen liefern sehr oft schwarz- und weißgefleckte Ferkel (Schecken), weil eben das Landschwein keine konstante Rasse ist. Auch diese Kreuzungsprodukte sind zu Mastzwecken ausgezeichnet, und spricht hier die Fruchtbarkeit der Landsauen sehr zu deren Gunsten.“

Q. J. und J. P. Simpson (1907) berichten über einen Fall von Rückschlag beim Hauschwein, welcher ihrer Ansicht nach weder durch Einführung eines neuen „latenten“ Faktors durch Kreuzung, noch durch Ausfall eines Faktors erklärt werden kann. Sie referieren wie folgt:

Mr. JOHN CHALFANT, in Union, Nebr., besitzt zwei Säue, welche nach Paarung mit dem nämlichen Eber die eine 7, die andere 8 Ferkel warf, welche samt und sonders die 7 für die Wildschweinferkel charakteristischen Längsstreifen besaßen. Die Eltern, sowohl Eber wie Sau, waren Dreiviertel-Berkshire und Einviertel-Poland-China von rassereiner Aszendenz. Alle 3 waren schwarz mit weißen Punkten, wie die reinrassigen Stammformen. Die 15 Atavisten verloren im Alter von 3 Monaten, wie die SIMPSON vorausgesagt hatten, die Längsstreifen, wie das auch beim Wildschwein geschieht. CHALFANT verwandte 1 Paar dieser Atavisten zur Nachzucht. Über das Züchtungsergebnis berichtete er an SIMPSON folgendermaßen:

„Eine der jungen gestreiften Säue hat sieben Ferkel geworfen. Zwei von diesen sind schwarz und weiß gefleckt, mit „sandy“¹⁾ Längsstreifen, eines ist schwarz mit „sandy“ Streifen, die übrigen fünf annähernd schwarz, aber mit einförmigem „sandy“ Anflug („solid sandy tinge“).

Q. J. und J. P. SIMPSON sagen hierzu: „Wir haben hier, in einem einzigen Wurf, Rückschläge auf verschieden weit zurückliegende Zustände vor uns. Der gefleckte Zustand repräsentiert das Poland-China-Schwein, wie es vor dreißig Jahren war; die schwarzen Ferkel mit sandfarbigem Anflug erinnern an den ursprünglichen Berkshire-Stamm, wie er vor 60 Jahren war, und die Längsstreifen bedeuten eine Elimination aller Farbenmerkmale, welche während des Zeitraums der Domestikation angehäuft worden sind.“ Q. J. und J. P. SIMPSON suchen nach einer chemischen Erklärung dieses Kreuzungsrückschlages. Wir dürfen diesen Teil ihrer Mitteilung übergehen.

¹⁾ Darf man hier „sandy“ mit „gelblichrot“ übersetzen?

W. J. Spillman (1906) berichtet über Zuchtversuche (nach MENDELSchen Gesichtspunkten), die **Q. J. Simpson**, der bekannte Züchter in Palmer, Ill., mit Schweinerassen angestellt hat.

SIMPSON verwendete folgende Rassen:

- a) Tamworth (rot),
- b) Yorkshire (weiß),
- c) Poland China (schwarz mit weißen Punkten),
- d) Europäisches Wildschwein,
- e) Duroc-Jersey (rot).

1. Kreuzung eines europäischen Wildebers mit einem Tamworth-Mutterschwein.

Ein zahlreicher F_1 -Wurf (die genaue Zahl wird nicht angegeben) bestand aus Tieren, die alle stark dem Wildeber glichen: in Farbe, Schnauze, Augen, Ohren, Länge und Größe der Beine, Schwanz, Körpergestalt, Körpergröße, Wildheit und charakteristischen Bewegungen.

SIMPSON kreuzte sodann 2 dieser F_1 -Hybriden ♀ mit einem Tamwortheber. Also eine Rückkreuzung. Er erhielt 3 Würfe, jeder zu 4 Ferkeln. Die Tamworthrasse wirft gewöhnlich 8 oder mehr Ferkel. (Das Wildschwein 4—6. A. L.)

Wenn sich die Körperfarbe wie ein mendelndes, erbinheitliches Merkmal verhält, so wären Nachkommen von der Wildschweinfärbung und solche von der roten Tamworthfarbe im durchschnittlichen Zahlenverhältnis 1 : 1 zu erwarten. Die tatsächlichen Verhältnisse sind folgende:

Wurf No. 1 . . .	3 mit Wildschweinfärbung
	1 Tamworthrot
„ No. 2 . . .	1 mit Wildschweinfärbung
	3 Tamworthrot
„ No. 3 . . .	2 mit Wildschweinfärbung
	2 Tamworthrot.

Also im ganzen 6 : 6, exakt gemäß der theoretischen Erwartung.

2. Kreuzung zwischen einem Tamwortheber (rot) und einem Yorkshireschwein (weiß).

F_1 -Generation. 11 Ferkel von einförmigem Aussehen: Haar ganz weiß; Haut dunkel mit weißen Flecken, doch mit einem weißen Gürtel rings um den ganzen Körper in der Schultergegend, die Vorderbeine eingeschlossen. Kopf wie beim Yorkshireschwein, aber mit der langen Tamworthschnauze.

Einer dieser F_1 -Hybriden, ein Eber, wurde gekreuzt mit einem Dreiviertel-Tamworth- und Einviertel-Yorkshireschwein. Das $\frac{3}{4}$ und $\frac{1}{4}$ bezieht sich auf die Farbe.

Zur Erläuterung des interessanten Resultats bezeichnen wir Weiß mit A und Rot mit a und reproduzieren die Formulierung des Stammbaums und Kreuzungsverlaufes, die SPILLMAN gibt.

$$\begin{array}{c} A a_1 \left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{2} A a \\ \frac{1}{2} a \end{array} \right. \\ a \left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{2} a_1 \\ \frac{1}{2} A a \end{array} \right. \\ A \left\{ \begin{array}{l} A a \\ A a \end{array} \right. \end{array}$$

Das Dreiviertel-Tamworth-Schwein ist hier mit a_1 bezeichnet und der Hybride F_1 -Eber (aus der Kreuzung von Tamwortheber und Yorkshireschwein) mit $A a_1$.

Entsprechend der Formeltabelle müßte, sagt SPILLMAN, die Hälfte der Nachkommenschaft dieser zwei Tiere ($A a_1$ und a_1) weiß (heterozygotisch weiß) und die Hälfte rot (resurgentes oder „extracted“ rot) sein. Der Wurf, 8 Ferkel, bestand aus vier Individuen von schön roter Tamworthfarbe und vier Individuen, deren blaß-graues („light gray“) Haar einen Anflug von rot, weiße Haut mit dunklen Flecken und den charakteristischen weißen Gürtel der Ausgangshybriden zeigten.

Offenbar bilden Rot und Weiß ein MENDELSches Merkmalspaar und Weiß ist dominant zu Rot, wie dies (nach nicht veröffentlichten Zuchtergebnissen SPILLMANS) auch bei den Yorkshire-Berkshire-Hybriden und den Yorkshire-Poland China-Bastarden der Fall ist. Das Zuchtergebnis zeigt ferner, daß die weißen (dominant merkmalgigen) Heterozygoten Spuren der rezessiven Merkmale aufweisen.

3. Kreuzung des nämlichen Tamworth-Yorkshire-Hybriden ♂ $A a_1$ mit einer Poland-China-Sau (schwarz mit weißen Punkten!).

Unter der Annahme, daß sowohl Weiß als Rot über Schwarz dominieren, stellt SPILLMAN folgendes Formelschema auf, in welchem W Weiß, B („black“) Schwarz und R Rot bedeutet. Die kleinen Buchstaben bezeichnen das rezessive Vorkommen bei Heterozygoten.

$$\begin{array}{c} W r \text{ (oben } A a_1) \left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{2} W b \\ \frac{1}{2} R b \end{array} \right. \\ B \end{array}$$

Danach wäre zu erwarten gewesen, daß die Hälfte der Nachkommenschaft weiß und die Hälfte rot wurde.

Tatsächlich fanden sich unter 9 aus dieser Kreuzung entstandenen Ferkeln 4 weiße oder schwarz und weiße und 5 rote oder schwarz und rote.

In jedem Falle also trat das rezessive Schwarz (b) in geringerer oder größerer Ausdehnung zutage. Von der Vierergruppe waren zwei reinweiß mit dunkler Haut, ein Ferkel schwarz und weiß gefleckt und eins schwarz mit weißen Punkten, wie ein reines Poland-China-Schwein. SPILLMAN hat auch bei Yorkshire-Berkshire-Kreuzungen gefunden, daß das sonst rezessive Schwarz bei einigen F_1 -Heterozygoten deutlich zutage tritt, und er nimmt deshalb unvollkommene Dominanz von Weiß über Schwarz an. Von der roten Fünfergruppe zeigten drei das fast reine Tamworthrot (mit wenigen schwarzen Flecken), zwei waren rot und schwarz gefleckt. Auch Rot dominiert offenbar nur unvollkommen über Schwarz.

4. Kreuzung eines der eben genannten rot- und schwarz-
gefleckten Eber (RB) mit 3 Poland-China-Sauen.

SPILLMAN stellt für diese Zucht folgende Formeln auf:

$$\begin{array}{l} R \\ W \end{array} \left\{ \begin{array}{l} W \\ B \end{array} \right\} \left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{2} W b \\ \frac{1}{2} R B \end{array} \right\} \left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{2} R B \\ \frac{1}{2} B \end{array} \right\}$$

In Anbetracht, daß das Schwarz bei reinen Poland-China-Sauen entweder als schwarz- und weißgefleckt oder als Schwarz mit weißen Punkten auftritt, würden wir erwarten, daß die Hälfte eines Wurfs rot- und schwarzgefleckt und die andere Hälfte schwarz- und weißgefleckt (oder Schwarz mit weißen Punkten) ausfallen würde.

Das tatsächliche Zuchtergebnis war folgendes:

	$B R$ Schwarz- und rotgefleckt	Schwarz- und weißgefleckt
Wurf No. 1	4	4
Wurf No. 2	3	3
Wurf No. 3	3	3

Also vollkommene Übereinstimmung mit der theoretischen Erwartung.

5. Kreuzung des rot- und schwarzgefleckten Ebers (RB)
des vorhergehenden Versuchs mit einer Einachtel-Du-
roc-Jersey (rot R^1) \times $\frac{7}{8}$ Poland-China-Sau.

Die letztere trug vollkommene Poland-China-Merkmale zur Schau.

SPILLMAN stellt für diesen Zuchtversuch folgende Formelnübersicht auf:

$$\begin{array}{l} R \\ W \end{array} \left\{ \begin{array}{l} W \\ B \end{array} \right\} \left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{2} W b \\ \frac{1}{2} R B \end{array} \right\} \left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{2} R B \\ \frac{1}{2} B \end{array} \right\}$$

$$\begin{array}{l} R^1 \\ B \end{array} \left\{ \begin{array}{l} R^1 B \\ B \end{array} \right\} \left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{2} R^1 B \\ \frac{1}{2} B \end{array} \right\} \left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{2} R B \\ \frac{1}{2} B \end{array} \right\}$$

$$\begin{array}{l} B \\ B \end{array} \left\{ \begin{array}{l} B \\ B \end{array} \right\} \left\{ \begin{array}{l} B \\ B \end{array} \right\} \left\{ \begin{array}{l} B \\ B \end{array} \right\}$$

Es scheint, daß das Rot der Duroc-Jersey-Rasse (R^1) im Stamme der $\frac{7}{8}$ Poland-China-Sau (B_1) erloschen ist. Nach der theoretischen Erwartung sollte die Hälfte der Nachkommenschaft rote Färbungselemente aufweisen. In Wirklichkeit waren 4 Ferkel rot- und schwarzgefleckt und zwei fast rein rot mit wenigen schwarzen Flecken. Es scheinen deshalb alle Nachkommen dem RB -Typus anzugehören.

SPILLMAN bemerkt selbst zu diesen Zuchtergebnissen, 1. daß sie in keinem einzigen Punkte abschließend sind und 2. daß sie das Vorkommen mendelnder Erbinheiten beim Schweine sehr wahrscheinlich und ihre genauere züchterische Analyse aussichtsvoll machen.

Die Mitteilung von CASTLE (1907. Science vol. 25, S. 151) gibt **Spillman** (1907. Science) Veranlassung, auf die Vererbung der Farbe beim Rind und Schwein zurückzukommen. Der *Agouti-Faktor* (das *Sprenkelungsgen*) scheint bei diesen domestizierten Tiergruppen zu fehlen oder doch nur mit abgeschwächter Wirkung vorzukommen. Dagegen scheint er beim europäischen Wildschwein vorhanden zu sein.

SPILLMAN macht folgende, ganz kurze, ergänzende Mitteilungen zu seinen früheren Berichten.

Schwarz und Rot scheinen sich beim Schwein und Rind meistens ähnlich zu verhalten wie nach CASTLE beim Meerschweinchen.

Beim Schwein scheinen indessen verschiedene Arten von Rot und Schwarz vorzukommen, die sich züchterisch etwas verschieden verhalten. Die rote Tamworth-Rasse weist mindestens zwei Arten Rot auf: Hellrot und Dunkelrot. Die hellrote Farbe wird mit dem Alter heller, die dunkelrote dunkler. Hellrot ist dominant über Dunkelrot. Kreuzt man Hellrot mit dem Weiß der Chester-Rasse, so entsteht Rotgrau d. h. Rotschimmelig („red roan“), dagegen gibt Dunkelrot, gekreuzt mit Chester-Weiß, Hellweiß („clear white“).

Während die meisten schwarzen Schweinesippen, mit roten (beispielsweise Tamworth oder Duroc-Jersey) gekreuzt, schwarz- und rotgefleckte Nachkommen zeugen, so bekommt bei der Kreuzung der Hampshire-Schweine (sie sind schwarz mit weißem Gürtel) mit roten Schweinen die F_1 -Generation die Farbe und Zeichnung der Hampshires. Das Hampshire-Schwarz ist also verschieden vom Berkshire-Schwarz.

Im Jahre 1907 diskutiert **W. J. Spillman** eingehend die Erfahrungen der Züchter über die Erblichkeitsverhältnisse des weißen Gürtels des schwarzen Hampshire-Schweines, der den Körper (inklusive Vorderbeine) in der Schulterregion rings umgibt, wobei das Weiß bisweilen auch an den Hinterfüßen und an der Schwanzspitze vorkommt. Diese Hampshire-Gürtelschweine, deren Ursprung etwas dunkel ist, werden hauptsächlich im mittleren Westen der Vereinigten Staaten gezüchtet. Die Rasse scheint nicht erblich fixiert zu sein. Sogar in Stammbaumzuchten erhält man von Gürtelschweinen etwa 10 % gürtellose Nachkommenschaft. Auslesezücht (durch Elimination der gürtellosen Nachkommen) hat noch nicht zu dem gewünschten Resultat geführt. SPILLMAN hat nun die Zuchtbücher von Schweinezüchtern studiert, um womöglich die Gesetzmäßigkeiten in der Vererbung des Gürtels herauszufinden und so den Weg zu ermitteln, auf dem man zur Züchtung einer reinen Rasse gelangen kann.

Wenn, nach dem Zeugnis der Züchter, zwei Gürtelschweine gepaart werden und in der Nachkommenschaft rein Schwarze auftreten, so bilden diese letzteren im allgemeinen ungefähr den vierten Teil der Nachkommenschaft. Kreuzt man ein Gürtelschwein mit einem rein schwarzen, so kommen zwei Fälle vor: Entweder sind alle Individuen des Wurfs Gürtelschweine oder es treten Gürtelschweine

und Gürtellose in einem Zahlenverhältnisse auf, das Neigung hat, sich der Ratio 1 : 1 anzunähern. Diese Ermittlungen legen den Gedanken an ein einfaches MENDELSCHES Merkmalspaar nahe. Allein es steht dem die von allen Züchtern bestätigte Erfahrung gegenüber, daß aus der Kreuzung von Schwarz mit Schwarz nicht immer Schwarze hervorgehen. Es kommen Würfe vor, die ausschließlich aus Gürtelferkeln bestehen.

Die Zuchtergebnisse mit dem Hampshire-Gürtelschwein, die uns SPILLMAN leider nicht im einzelnen vorführt, werden nun nach seiner Versicherung völlig erklärt, wenn man die Annahme macht, daß zwei besondere Faktoren F und G die Verteilung von Schwarz und Weiß über den Körper regeln. Wenn die beiden Farbenfaktoren W (weiß) und B (schwarz) sind, so wäre somit die Formel für ein homozygotisches Gürtelschwein $FFGGWWBB$. Da die gürtellosen, schwarzen Schweine doch wenigstens weiße Vorderfüße haben, so kommen die Faktoren W und B bei allen Hampshire-Schweinen vor und können deshalb aus den Formeln weggelassen werden. Fehlt einer der beiden „Gürtelfaktoren“ F oder G , so bezeichnet das SPILLMAN mit dem Symbol 0. Wir modernisieren die Formel, indem wir für das Fehlen der Faktoren ihre kleinen Buchstaben f und g einführen. Es fehlt also der Gürtel, wenn auch nur einer der beiden Gürtelfaktoren fehlt. Je nachdem keiner dieser beiden Faktoren, oder bloß der eine oder bloß der andere, oder beide zusammen fehlen, oder die Faktoren heterozygotisch vorkommen, ergeben sich 9 Genotypen, deren Formeln in der nachstehenden Tabelle angegeben sind.

Tabelle I.

a) $FFGG$, Gameten FG ,	
b) $FFGg$, „ FG und Fg ,	
c) $FfGG$, „ FG und fG ,	
d) $FfGg$, „ FG , Fg , fG und fg ,	
e) $FFgg$, „ Fg ,	
f) $Ffgg$, „ Fg und fg ,	
g) $ffGG$, „ fG ,	
h) $ffGg$, „ fG und fg ,	
i) $ffgg$, „ fg .	

Diese 9 Genotypen (Kryptotypen) treten in zwei Phänotypen auf. Die Genotypen a, b, c und d repräsentieren den Phänotypus der Gürtelschweine, da in ihren Formeln sowohl der Faktor F als der Faktor G vorkommt. Alle anderen Genotypen treten schwarz, ungegürtelt in die Erscheinung.

In der nachfolgenden Tabelle II ist das Zahlenverhältnis angegeben, in dem einfarbig Schwarz (der gürtellose Zustand) bei den verschiedenen Kombinationen auftritt. Der Leser sieht, daß es sich um die Paarungskombinationen der neun Genotypen, nicht um die Befruchtungskombinationen ihrer Gameten handelt. Wo ein Genotypus mehr als eine Sorte Gameten bildet, ist deshalb der durchschnittliche Prozentsatz des Auftretens von Schwarz in den verschiedenen Gametenkombinationen der betreffenden Kreuzung angegeben.

Die Tabelle ist durch eine senkrechte und eine horizontale Teilungslinie, welche zwischen d und e hindurchgeht, in vier Quadranten geteilt. Der linke obere Quadrant enthält die Resultate der Paarungen von Gürtelschweinen inter se, der rechte obere die Resultate der Kreuzungen von Gürtelschweinen mit einfarbig schwarzen und der rechte untere diejenigen der Paarungen von einfarbig schwarzen untereinander.

Tabelle II.

Auftreten von Schwarz (prozentualisch) nach den verschiedenen Paarungen.

Genotypen	a	b	c	d	e	f	g	h	i
a	0	0	0	0	0	0	0	0	0
b		25	0	25	50	50	0	25	50
c			25	25	0	25	50	50	50
d				43 ₊	50	62 ₊	50	62 ₊	75
e					100	100	0	50	100
f						100	50	25	100
g							100	100	100
h								100	100
i									100

I. Paarung von Gürtelschweinen untereinander. Linker oberer Quadrant. Unter den zehn möglichen, verschiedenen Paarungsformen ergeben fünf überhaupt keine schwarze Nachkommenschaft, vier geben 25% gürtellose (schwarze) und eine 43₊%. SPILLMAN sagt, daß die Züchter in der Tat schon diesen verschiedenen Ausgang der Zucht festgestellt haben, nur nicht den letzten Fall von 43% Schwarzen, der durchschnittlich nur einmal auf 10 Paarungen vorkommt.

II. Paarung von Gürtelschweinen mit einfarbig schwarzen. Rechter oberer Quadrant. Es sind 20 verschiedene Paarungen möglich. Von diesen liefern sieben ausschließlich Gürtelferkel, acht ergeben 50% schwarz einfarbige, zwei liefern 25% einfarbig schwarze, zwei weitere ergeben 62₊% einfarbig schwarze und aus einer Paarung gehen 75% gürtellose (einfarbig schwarze) Tiere hervor. Von diesen theoretisch erwarteten Resultaten sind bloß zwei, aber die beiden häufigsten, nämlich 100% Gürtelferkel und 50% Gürtelferkel + 50% einfarbig schwarze Tiere, von den Züchtern tatsächlich festgestellt worden.

III. Paarung von gürtellosen (einfarbig schwarzen) Schweinen untereinander. Rechter unterer Quadrant. Hier sind 15 Fälle möglich. Bei 11 von diesen 15 verschiedenen Paarungen entstehen lauter gürtellose Ferkel (100%); bei zwei Paarungen treten 50% gürtellose und 50% Gürtelferkel auf; in einem Falle werden 25% gürtellose, und in einem Falle 0% einfarbig schwarze, d. h. 100% Gürtelferkel (!) gezeugt.

Mit diesen theoretisch erwarteten Resultaten stehen nach SPILLMAN die tatsächlichen Ergebnisse der Züchter im Einklang.

SPILLMANS Diskussion der Frage, wie man es anstellen soll, um eine homozygotische Gürtelrasse zu züchten, dürfen wir übergehen. Wir wollen hingegen die folgende Idee SPILLMANS erwähnen, die uns allerdings recht gewagt erscheint. Die Tatsache, so sagt er, daß gewisse Schweinesippen den Faktor *F*, andere den Faktor *G* enthalten, ohne daß man ihnen das anmerken kann, bis eine zufällige Kreuzung sie zusammenbringt und den Gürtel entstehen läßt, weist auf die Möglichkeit hin, daß in erdgeschichtlich zurückliegender Zeit die Vorfahren unseres Hausschweines einen Gürtel besaßen, ähnlich demjenigen des verwandten indischen Tapirs und daß der Gürtel durch allmähliche Abschwächung des Faktors *F* in den einen und des Faktors *G* in den anderen Fällen verschwand. In Amerika, wo Schweine aus allen Erdteilen zusammentreffen, haben sich gelegentlich die beiden Faktoren wiedergefunden und ist der Gürtel wieder entstanden.

II. Geringelter und gerader Schwanz. Hagedoorn. Die rudimentären Zitzen. Wentworth.

Ich lese in Hagedoorn (1911, S. 116), daß die *F*₁-Jungen aus der Kreuzung zwischen dem geradschwänzigen, wilden Eber

und dem Hausschwein mit geringeltem Schwanz alle geringelte Schwänze besitzen.

Edward N. Wentworth (Ames, Iowa) hat 1912 eine ganz kurze, aber darum nicht minder beachtenswerte Mitteilung über die Vererbung der rudimentären Mammæ beim Schweine veröffentlicht. Es scheint nach WENTWORTH ein Fall geschlechtsbegrenzter Vererbung, ähnlich demjenigen der Hörner beim Schaf nach WOOD, vorzuliegen. Die rudimentären Zitzen, um deren Vorkommen oder Fehlen es sich handelt, sind diejenigen, die beim Eber ganz unten am Skrotum liegen und bei der Sau ganz hinten in den Weichen zwischen den Schenkeln. Beide Eber, ein junger und ein alter, die zur Zucht verwendet wurden, besaßen die rudimentären Zitzen und zwar, wie der Verf. annimmt, heterozygotisch. Von den verwendeten Sauen hatten die einen eben das Alter von einem, die anderen dasjenige von zwei Jahren erreicht. WENTWORTH stellt die Ergebnisse in folgenden zwei Tabellen zusammen, denen er folgende Legende der Symbole vorausschickt.

- R* bedeutet den Faktor für die Bildung der rudimentären Mammæ;
r bedeutet das Fehlen desselben;
RR bedeutet, daß die rudimentären Zitzen in beiden Geschlechtern vorkommen;
Rr bedeutet, daß sie bloß im männlichen Geschlecht existieren;
rr bedeutet, daß sie in beiden Geschlechtern fehlen.

Tabelle I. Kreuzung des alten Ebers (*Rr*) mit Säuen.

Genotypische Differential- formeln der Muttersäue	Zahl der Mütter		Nachkommenschaft			
			Eber		Säue	
			Fehlend	Vorhanden	Fehlend	Vorhanden
<i>RR</i>	5	Theoretische Erwartung	0	26	11	11
		Tatsächlicher Befund	0	26	14	9
<i>Rr</i>	9	Theoretische Erwartung	9	27	36	12
		Tatsächlicher Befund	11	25	34	14
<i>rr</i>	18	Theoretische Erwartung	46	46	84	0
		Tatsächlicher Befund	48	45	84	0

Tabelle II. Kreuzung des jungen Ebers mit einjährigen Säuen.

<i>RR</i>	4	Theoretische Erwartung	0	13	8	8
		Tatsächlicher Befund	0	13	13	4
<i>Rr</i>	5	Theoretische Erwartung	5	15	21	7
		Tatsächlicher Befund	7	13	18	10
<i>rr</i>	8	Theoretische Erwartung	19	19	23	0
		Tatsächlicher Befund	23	15	23	0

Der Verf. bemerkt mit Recht, daß das ausnahmslose Fehlen der Zitzen, da wo sie nach der theoretischen Erwartung fehlen müssen, sehr für seine Auffassung spricht, auch wenn die Annäherung der Zahlen an die theoretische Erwartung nicht immer sehr groß ist. Die in der zweiten Tabelle figurierenden Mutterschweine sind die Töchter der in der ersten Tabelle figurierenden. Der Leser muß sich daran erinnern, daß im weiblichen Geschlecht das Fehlen der Zitzen als dominant betrachtet wird.

Erster Anhang zum Abschnitt Säugetiere.

Furlottis Fall eines nackten Maulwurfs. Eine Mutation?

Wir haben S. 583 über die nackten oder Rhinozerosmäuse als wahrscheinliche Mutanten referiert. Das gelegentliche, wenn auch ungeheuer seltene Auftreten nackter Individuen bei anderen Säugetierarten ist, wenn ich nicht irre, im Laufe der Zeiten wiederholt konstatiert worden. Da solche Fälle wegen ihres Zusammenhangs mit der Idee der Mutationen von beträchtlichem Interesse sind, so will ich hier noch kurz über den Fall eines nackten Maulwurfs referieren, den **Arnalda Furlotti (1910)** im Zoologischen Anzeiger beschrieben hat. Vor einigen Jahren wurde dem zoologischen und vergleichend anatomischen Laboratorium der Universität Parma ein fast vollständig nacktes, weibliches Exemplar von *Talpa europaea* eingeliefert, welches noch lebend in der Umgebung gefangen worden war. FURLOTTI gibt eine Abbildung dieses Tieres nach einer Photographie. An ihm waren nur die Tasthaare an der Schnauze und den Beinen, sowie das Haarkleid am Ende des Schwanzes entwickelt. Das Tier war sonst in jeder Beziehung, auch mit Bezug auf die inneren Organe, vollkommen normal. Die leicht gelblich-weiße, nackte Haut war überaus stark runzelig. Die mikroskopische Untersuchung derselben ergab eine derartig reichliche Entwicklung der Haarfollikel, daß das interfollikuläre Bindegewebe fast fehlte. Das Fehlen der Haare war durch eine exzessive Entwicklung der Hornschicht der Epidermis kompensiert, welche sich in das Innere der Follikel fortsetzte. FURLOTTI deutet den Fall als eine Entwicklungshemmung des Haarkleides, welche unmittelbar nach der Geburt eintrat und die als ein Rückschlag auf einen Vorfahrencharakter von *Talpa* aufzufassen sei.

Zweiter Anhang zum Abschnitt Säugetiere.

Über die Gründe der Unfruchtbarkeit von Arthybriden bei Säugetieren.

Hierüber hat **E. Iwanoff (1905, 1911)** zuverlässige und erfolgreiche Untersuchungen angestellt. Er untersuchte das mit seiner Schwammethode (Auffangen des ejakulierten Spermas der Männchen beim Coitus durch in die Vagina der Weibchen eingeführte, sterilisierte Schwämme, nachheriges Auspressen des Spermas aus den Schwämmen und Überführung desselben in die zur mikroskopischen Untersuchung dienende, warme Verdünnungsflüssigkeit) gewonnene Sperma der männlichen Hybriden (Zebroiden) zwischen Zebra ♂ und Pferd ♀ und von ebensolchen Hybriden zwischen Zebra ♀ und Pferd ♂, ferner dasjenige eines Hybriden des Hausrindes (*Bos taurus*) und des amerikanischen Bison (*Bison americanus*). Paarungen dieser männlichen Hybriden, die wie bei den Hybriden von Pferd und Esel (Maulesel, Maultier) leicht erfolgen, weil der Geschlechtstrieb und die Begattungsorgane bei allen diesen Hybriden normal sind, haben sich immer als unfruchtbar herausgestellt. Auch künstliche Befruchtungsversuche mit natürlichem Sperma, die IWANOFF bei Zebroiden angestellt hat, haben ein negatives Ergebnis geliefert. Die Untersuchung, die für jeden Hybriden mehr als einmal, z. T. mehrere Male vorgenommen wurde, ergab in allen Fällen ausnahmslos völliges Fehlen von Spermatozoen. Fortgesetzte Paarungsversuche zum Zwecke, die

Hybriden unter sich zur Fortpflanzung zu bringen, sind also gänzlich aussichtslos. IWANOFF hat auch den Hoden eines Zebroiden mikroskopisch untersucht und dabei zwar klar ausgesprochene, gewundene Samenkanälchen, aber weder Samenbildungszellen noch reife Spermatozoen angetroffen. Schon früher hatten verschiedene Biologen das Fehlen von Spermien, wenigstens von normalen, im Sperma der Maultier- und Mauleselhengste angegeben, und STEPHAN (1902) hat durch mikroskopische Untersuchung des Hodens eines erwachsenen Maultierhengstes die Überzeugung gewonnen, daß er steril sein muß. Seitdem hat POLL (1911) die Sterilität des Maultierhodens bestätigt. Die Spermatogenese scheitert an der zweiten Reifungsteilung. Vgl. auch S. 834, EWART, über die Spermien der Zebroiden.

Gegenüber diesen Befunden an männlichen Säugetierhybriden ist hervorzuheben, daß die Ovarien der hybriden Weibchen sich in den wenigen untersuchten Fällen als normal erwiesen haben und daß Corpora lutea wiederholt beobachtet worden sind. (Vgl. auch S. 835, EWART.) Es gilt als fast sicher, daß die hybriden Stuten aus der Kreuzung von Pferd und Esel bei Rückkreuzung mit der einen oder anderen Elternform fruchtbar sein können (vgl. Art. XIII, S. 807 ff.), und IWANOFF hält es für sehr gut möglich, daß auch die Zebroidenstuten sich als fortpflanzungsfähig erweisen werden. Die Fruchtbarkeit folgender weiblicher Bastarde wurde auf dem großen Gute Ascania-Nova des Herrn F. E. FALZ-FEIN in Taurien, auf dem IWANOFF die meisten seiner Untersuchungen ausführte, direkt festgestellt. Fruchtbar waren die weiblichen Hybriden von *Bison americanus* × *Bos taurus* nach Rückkreuzung mit dem *Bison americanus* ♂ sowohl als nach Kreuzung mit dem Wisent ♂. Auch Dreiviertelblutbisonweibchen zeigten sich fruchtbar. Interessant ist die Feststellung, daß während zwar Halbblut-Bisonmännchen (aus der Kreuzung mit dem Hausrind) unfruchtbar sind, ein Dreiviertelblutbison scheinbar normale Spermien im Hoden aufwies, wie denn auch auf dem genannten Gute eine Kuh geworfen hat, die von einem Dreiviertelblutbison belegt worden war. Auch Einviertelblutbisons sind fruchtbar.

Nach IWANOFF sind die weiblichen Bastarde aus der Kreuzung von *Bison europaeus* ♂ × *Bos taurus* ♀ ebenfalls fruchtbar. Männliche Bastarde aus dieser Kreuzung haben sie in Ascania-Nova noch nicht erhalten.

In Ascania-Nova wurden auch Kreuzungsversuche zwischen dem Hauspferd (*Equus caballus*) und dem Wildpferd (*Equus przewalskii* Polj.), dessen Verwandtschaft kontrovers ist, vorgenommen (IWANOFF, 1911) und zwar mit Erfolg. Die Fruchtbarkeit der Weibchen der Hybriden wurde beobachtet und mehrfach bewiesen. Das durch das Schwammverfahren von einem hybriden Hengste gewonnene Sperma erwies sich reich an sich lebhaft bewegenden Spermatozoen. Hauspferd und Wildpferd sind also jedenfalls eng verwandt.

Sowohl die männlichen als die weiblichen Bastarde von *Bison americanus* ♀ × *B. europaeus* ♂ bilden reife Gameten. Die weiblichen haben sich in Ascania-Nova schon fortgepflanzt. Da es nach IWANOFF nicht angeht, diese beiden Bisonformen bloß als Varietäten einer und derselben Art zu betrachten und man sie viel-

mehr als zwar nahe verwandte, aber distinkte Arten betrachten muß, hat man es hier mit einem jener sehr seltenen Fälle in beiden Geschlechtern fruchtbarer Artbastarde zu tun¹⁾.

Dritter Anhang zum Abschnitt Säugetiere.

Iwanoffs Versuche der künstlichen Befruchtung von Säugetieren durch natürliches Sperma (1903, 1907, 1911, 1912).

Da das vorliegende Werk auch eine Anleitung zum Experimentieren sein soll, so ist es gewiß angezeigt, den Leser auf die in der Überschrift erwähnten, berühmten Untersuchungen aufmerksam zu machen und das wichtigste über ihre Ergebnisse und Konsequenzen mitzuteilen. Näheres, namentlich mit Bezug auf die Technik, findet er in der neuesten, vortrefflichen Schrift von IWANOFF (1912).

IWANOFF hat seine Versuche mit verschiedenen Tieren, hauptsächlich Haus-Säugetieren und ganz speziell Pferden, im Gestüt Dubrovka in Poltava, auf dem Gute Ascania-Nova des Herrn FALZ-FEIN in Taurien und bei den Bauern und Gutsbesitzern des Gouvernements Orel, wo im Dorfe Dolgoe eine spezielle Station für diese Versuche gegründet war, in Anwendung gebracht. Die im Dubrovka-Gestüt künstlich gezeugten Pferde dienen als Kavallerieremonten und stehen den natürlich gezeugten weder in der Qualität noch im Preise nach. Es gibt darunter einige Sieger auf den Trabrennen.

Es handelt sich nicht etwa um künstliche Entwicklungserregung (experimentelle Parthenogenese), sondern um künstliche Einführung lebender, befruchtender Spermien durch besondere Instrumente in die Scheide oder die Gebärmutter des weiblichen, empfängnisreifen Tieres unter Ausschluß einer natürlichen Begattung. Dabei verwendete IWANOFF zwei verschiedene Hauptmethoden. Bei der einen befinden sich die Samenfäden (Spermien) in ihrem natürlichen Medium, der Samenflüssigkeit oder dem Sperma, welches im wesentlichen das Sekret der akzessorischen Geschlechtsdrüsen ist (siehe weiter unten), bei der anderen schwimmen sie in künstlicher Verdünnungsflüssigkeit.¹⁾ Als Flüssigkeiten zum Verdünnen dienten schwache Lösungen (0,95%) von doppeltkohlensaurem Natron (NaHCO_3) oder auch Lösungen von chlorsaurem Natron oder LOCKESche Flüssigkeit [auf 1 l destillierten Wassers nimmt man 1) CaCl_2 — 0,24, 2) KCl — 0,48, 3) NaHCO_3 — 0,2, 4) NaCl — 9,0, 5) Saccharum uvicum — 1,0]. IWANOFF macht wichtige Angaben über die Lebensfähigkeit der Spermien in verschiedenen Medien und bei verschiedenen Temperaturen, die unter gewissen Bedingungen eine geradezu erstaunliche ist. Gewöhnliche verwendete Temperatur 37—38° C. Die gewöhnliche Methode, um Sperma von einem bestimmten Versuchstier zu erhalten, ist die, einen sterilisierten Schwamm (Samt- oder Halbsamtschwamm) in die Scheide des ausgewählten, stark brünstigen, weiblichen Tieres einzuführen, das dann vom Männchen gedeckt wird. Der Schwamm saugt das ejakulierte Sperma auf, wird sodann aus der Scheide entfernt und mit einer aseptischen Presse ausgepreßt. Das ausgepreßte Sperma wird entweder als solches, oder erst nach Überführung in eine Verdünnungsflüssigkeit, vermittelst einer Spritze in die Vagina oder den Uterus des zu befruchtenden Versuchstieres injiziert.

Die Schlußfolgerungen, die IWANOFF aus seinen vielfachen Versuchen, bei denen die Möglichkeit eines natürlichen Coitus ausgeschlossen war, zieht, sind, zunächst für das Pferd, die folgenden:

¹⁾ Ich will bei dieser Gelegenheit das Gedächtnis daran auffrischen, daß JULIUS KÜHN (1888) durch Kreuzung einer Kajanahündin (finnländische Vogelhündin) mit einem männlichen indischen Schakal (*Canis aureus indicus*) im Haustiergarten des landwirtschaftlichen Instituts der Universität Halle 12 nahezu uniforme Hybriden gezogen hat, von denen ein männliches Exemplar mit einer Tschuktschenhündin zurückgekreuzt in drei Würfen 18 abgeleitete Bastarde lieferte. Ein Pärchen der F_1 -Bastarde lieferte, in sich gepaart, drei Junge.

1. Die geschlechtliche Erregung der Weibchen bei der Kopulation, die den Coitus begleitenden psychischen Momente, bilden keine Grundbedingung zum Eintreten der Schwangerschaft.
2. Der Prozentsatz der Schwangerschaften ist bei der künstlichen Befruchtung mit natürlichem Sperma höher als beim natürlichen Coitus und im Durchschnitt 78%.
3. Die Nachkommenschaft derselben Elterntiere zeigt keine Abweichungen, mag sie durch künstliche oder durch natürliche Befruchtung hervorgebracht worden sein. Diese Nachkommen haben normale Lebens-, Arbeits- und Zeugungskraft.
4. Die praktizierte Methode der künstlichen Befruchtung wirkt nicht nachteilig auf die Gesundheit der Mutterstuten ein.
5. Bei einer ganzen Reihe von Anormalitäten und Krankheiten der weiblichen Geschlechtsorgane bildet die künstliche Befruchtung ein mächtiges Mittel zur Bekämpfung der Sterilität.



Fig. 244.

Zebrule, Bastard eines Chapman-Zebrahengstes mit einer Pferdestute, dreijährig. Gezüchtet von E. IWANOFF mit künstlicher Befruchtung durch natürliches Sperma im FRIEDRICH FALZ-FEINSCHEN Gestüt, Ascania-Nova. Nach IWANOFF, 1912.

6. Die Menge der bei einem Coitus entleerten Samenflüssigkeit reicht im Durchschnitt zu zehn Befruchtungen aus.
7. Da die vorgeschlagene Technik auch zum Auffangen des Spermas bei anderen Tieren (Stier, Schaf- und Ziegenbock, Eber usw.) anwendbar ist, behalten diese Schlußfolgerungen und die Vorzüge der künstlichen Befruchtung auch für diese Tierarten ihre Richtigkeit.
8. Die Möglichkeit der Befruchtung mit Samenfäden ohne das Sekret der akzessorischen Geschlechtsdrüsen eröffnet den Schlachthäusern eine neue Tätigkeit und gibt uns die Möglichkeit, auch nach dem Tode eines teuren Zuchttieres seine unerloschene Zeugungskraft auszunutzen. Über diesen wichtigen Punkt wollen wir noch etwas ausführlicher referieren.

Vor den Experimenten von ELIAS IWANOFF hatte man, vornehmlich gestützt auf die Versuche von STEINACH, CAMUS und GLEY, allgemein angenommen, daß bei Säugetieren eine Befruchtung nicht stattfinden könne, wenn den Spermatozoen nicht die Sekrete der sogenannten akzessorischen Geschlechtsdrüsen beigemischt werden. Es sind dies die Samenblasen (*vesiculae seminales*) und die Vorsteherdrüsen (*Prostatae*), die den Anfangsteil der Harnröhre umlagern und deren Ausführungsgänge in die Endabschnitte der Samenleiter einmünden. IWANOFF entnahm nun bei lebend oder kurz nach dem Tode kastrierten Hunden, Kaninchen und Meerschweinchen Spermatozoen aus dem Nebenhoden¹⁾ in der Nähe des Ursprungs des Samenleiters (*Vas deferens*), also lange vor der Einmündungsstelle der akzessorischen Drüsen. Die dem Nebenhoden entnommenen Spermatozoen wurden in eine künstlich hergestellte Verdünnungsflüssigkeit (0,95% Lösung von doppeltkohlensaurem Natron, NaHCO_3 , in destilliertem Wasser) übergeführt. Diese künstliche Samenflüssigkeit wurde in einer Temperatur von 37—38° C gehalten und dem betreffenden Weibchen in die Scheide injiziert. Von 4 Kaninchen konzipierten 2, von 3 Meerschweinchen 2, von 3 Hündinnen 2. Aus den Versuchsergebnissen ist nach IWANOFF ersichtlich, daß 1. das Fehlen des Sekrets der Glandula prostatica und der Vesiculae seminales in der männlichen Befruchtungsflüssigkeit die Schwangerschaft nicht verhindert; 2. daß die Funktion solcher Anhangsdrüsen (die z. T. wie die Samenblasen, bei gewissen Säugetieren auch fehlen können) in erster Linie eine rein mechanische ist und zur Verdünnung (Bildung einer Samenflüssigkeit) und Vergrößerung der Masse des Spermas dient, wodurch eine kräftige Ejakulation des Samens in einem Strahl aus der Harnröhre (Urethra) des männlichen Gliedes möglich wird. Das Sekret der Prostata enthält Elemente anscheinend fermentativen Charakters, die den höchsten Grad der Bewegungsenergie der Spermien, aber auch ihre geringere Lebensdauer, im Vergleich zu der in indifferenten Flüssigkeiten bestimmen.

9. Die Methode der künstlichen Befruchtung gibt uns die Möglichkeit, das Studium der Hybridisation zu erweitern und zu vertiefen.

IWANOFF hat selbst schon einige Kreuzungsversuche vermittelt künstlicher Befruchtung unternommen, die er aber bloß als eine Rekognoszierung auf dem Gebiete bezeichnet. Im August 1902 erzielte er mit dieser Methode 12 Eier mit Embryonen einer Kreuzung von Hausente ♂ und türkischer Ente (*Anas moschata* ♀). Sodann im Januar 1903 einen Bastard der weißen Maus ♀ und der weißen Ratte ♂, die sich freiwillig nicht paaren. (Fig. 40, S. 132). Befruchtung durch Spermatozoen in LOCKEScher Lösung.

Die Versuche, Leporiden (vgl. S. 678), durch künstliche Befruchtung zu erzielen, blieben erfolglos. Dagegen gelang die künstliche Befruchtung der Pferdestute durch Sperma des Zebrahengstes, welcher 4 Zebroiden ihr Dasein verdankten (Fig. 244).

Bibliographische Schlußnotizen über Säugetierbastarde (1900—1912).

(Die Zusammenstellung macht keinerlei Anspruch auf Vollständigkeit.)

GUNNING, J. W. B. (*Macacus sinicus* × *Cercopithecus lalandei*) 1909; KNOTTERUNS-MEYER, THEODOR, v., 1904 (Säugetierbastarde); LANDOIS, 1903 (Mischling aus dem Pferdegeschlecht); LÖNNBERG, EINAR, 1905 (*Lepus timidus* L. × *Lepus europaeus* Pall.); v. NATHUSIUS jr., 1903; v. NATHUSIUS, J., 1904 (Amerik. Bison × Hausrind); OUSTALET, E., 1904 (Hund und Schakal); PARIS, PAUL, 1910 (Wolf und Hund); POCKOCK, R. J. 1903 (*Felis sylvestris* × *F. ocreata*); Derselbe, 1910 (Affenhybride); derselbe, 1911 (Bergzebra und Somali-Wildesel); RILEY, E. H. 1911 (Zebrahybriden); SCHERRER, HENRY, 1907 (Hybride Bären); SOKOLOWSKY, A., 1909 (Löwe und Tiger); SPILLMAN, W. J., 1907 (Schaf und Ziege); TROUESSART, E., 1910 (Zebroiden); WALDOW VON WAHL, H., 1907 (Schaf und Ziege); WHITE, TAYLOR, „On Hybridism“, 1901 (Arten des Rindes, Schaf und Ziege).

¹⁾ Nebenhoden = Epididymis heißt die Masse der gewundenen Ausführungskanälchen, die aus dem Hoden austreten und sich schließlich zu einem einzigen Gang, dem *Vas deferens* der betreffenden Seite, vereinigen. A. L.



